Univ. Exchange JUL 17 1930 Lane Medical Library

(Aus dem Institut für Anatomie und Physiologie der Haustiere
an der Universität Halle)

Biologische Untersuchungen an der Schweinelaus

(Haematopinus suis L.) unter besonderer Berücksichtigung der Sinnesphysiologie

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt von

Heinz Weber
aus Frankfurt/Main-Sindlingen

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1929

Referent: Prof. Dr. Dr. U. Gerhardt
Direktor des Institutes für Anatomie und Physiologie der Haustiere

Korreferent: Professor Dr. Klatt
Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Halle

Sonderabdruck aus
Zeitschrift für vergleichende Physiologie
Bd. 9, Heft 4

Meinen lieben Eltern

gewidmet

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40154019_0367

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung und Fragestellung 565
B. Zur Biologie der Schweinelaus 567
I. Allgemeine Beschreibung der Schweinelaus 567
II. Die Kopulation der Schweinelaus 568
III. Ei und Eiablage 569
IV. Entwicklung der Laus von der Larve bis zum geschlechtsreifen Tier 570
V. Saugakt, Blutaufnahme, Juckreiz und Quaddelbildung 570
VI. Die Widerstandsfähigkeit der Schweineläuse gegen mechanische Einflüsse 571
C. Spezielle Sinnesphysiologie der Schweinelaus 572
I. Der Temperatursinn der Schweinelaus 572
1. Abhängigkeit des Stoffwechsels der Schweinelaus von der Temperatur 572
a) Lebensdauer der Läuse bei Hunger und bestimmter Temperatur 572
b) Verhalten der Läuse bei Hunger und bestimmter Temperatur 573
c) Die Akinese bei normaler oder annähernd normaler Temperatur 574
d) Erstarrung der Schweinelaus bei Kältewirkung 575
2. Der Temperatursinn der Schweinelaus 576
a) Unterscheidungsvermögen für Temperaturen 576
b) Die Wahltemperatur der Schweinelaus 577
c) Die Organe des Temperatursinnes 582
d) Die Temperaturen in der natürlichen Umwelt der Schweinelaus 585
II. Der Geruchssinn 586
1. Reaktion der Schweinelaus auf ätherische Öle 586
2. Reaktion der Schweinelaus auf den Geruch des menschlichen Fingers 589
3. Reaktion der Schweinelaus auf Blut- und Hautgeruch 590

Seite
4. Reaktion der Schweinelaus auf den Geruch des lebenden Schweines 593
a) Art der Reaktion 593
b) Reichweite des Geruchssinnes der Schweinelaus 594
c) Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Schweinelaus . . 594
5. Organe des Geruchssinnes der Schweinelaus 595
III. Der Lichtsinn der Schweinelaus 595
1. Reaktion der Schweinelaus auf ungerichtetes Licht 595
a) Photokinetische Reaktion bei verschiedener Lichtintensität . 595
b) Photokinetische Reaktion bei Wechsel von Licht und Schatten 596
c) Bedeutung der photokinetischen Reaktionen im Leben der Schweinelaus 596
d) Unterschiedsempfindlichkeit für Licht und Schatten sowie ihre Bedeutung im Leben der Schweinelaus 598
2. Negativer Phototropismus der Schweinelaus 598
IV. Reaktionen der Schweinelaus auf taktile Reize und Vibrationsreize 600
1. Der Erschütterungssinn der Schweinelaus 600
2. Der Berührungssinn der Schweinelaus 602
V. Negativer Geotropismus der Schweinelaus und seine Bedeutung . . 604
D. Zusammenfassung 605
I. Allgemeines aus der Biologie. 605
II. Spezielle Sinnesphysiologie der Schweinelaus. 606
1. Der Temperatursinn der Schweinelaus 606
a) Abhängigkeit des Stoff- und Kraftwechsels der Schweinelaus von der Temperatur. 606
b) Der Temperatursinn der Schweinelaus. 607
2. Der Geruchssinn der Schweinelaus. 607
3. Der Lichtsinn der Schweinelaus 607
4. Erschütterungs- und Berührungssinn der Schweinelaus 608
a) Erschütterungssinn 608
b) Berührungssinn 608
5. Der negative Geotropismus der Schweinelaus 608
E. Schriftenverzeichnis 609

A. Einleitung und Fragestellung.

Die vorliegende Arbeit will neue Untersuchungen über die Sinnesphysiologie der Schweinelaus bringen und das vorhandene Material über ihre allgemeine Lebensweise als Voraussetzung dafür kurz zusammenfassen und ergänzen, da ja die Sinnesphysiologie eines Tieres nur dann einigermaßen richtig erfaßt werden kann, wenn man sie im Zusammenhang mit seiner Lebensweise betrachtet.

Die Arbeit fragt also nach Funktion und Bedeutung der Sinnesorgane im Leben der Schweinelaus.

Die Ergebnisse sind gefolgert aus Beobachtungen über das Verhalten des Parasiten auf dem Schwein und im Laboratoriumsexperiment, das stets weitgehend den natürlichen biologischen Bedingungen entsprechen mußte.

Die *Beobachtungen über die Lebensweise der Schweinelaus* stützen sich auf die einschlägige Literatur über Tier- und Kleiderläuse. Hauptsächlich sind die Werke von L. Florence, A. Hase, H. Sikora, Chlodowsky,

G. Enderlein, H. Fahrenholz, L. Freund, Galli-Valerio zu nennen. An betreffender Stelle findet die jeweils benutzte Literatur Erwähnung. Die einzelnen Kapitel des speziellen Teiles der Arbeit beschäftigen sich mit dem Temperatursinn, dem Geruchssinn, dem Lichtsinn, dem Berührungs- und Erschütterungssinn und dem negativen Geotropismus der Schweineläuse.

Es ist viel über die Wirkung thermischer Einflüsse auf Läuse, jedoch wenig über ihren *Temperatursinn* geschrieben worden, über das Vermögen der Laus, bestimmte Temperaturen zu unterscheiden, welches aus ihrer Einstellung zu diesen Temperaturen hervorgeht. Für die Schweinelaus liegt darüber keine Arbeit vor. Für Kleiderläuse hat Martini (102) Unterscheidungsvermögen für bestimmte Temperaturen, und zwar eine optimale Wahltemperatur von 29° C festgestellt. Sonst finden sich nur einzelne zerstreute Bemerkungen in der Literatur, die jedoch nur die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit eines Temperatursinnes erwähnen.

Der Geruchssinn der Läuse hat viele Bearbeiter gefunden. Die Ergebnisse der Arbeiten sind sehr verschieden und oft geben sie über den eigentlichen Geruchssinn wenig Auskunft. Viele Autoren setzen den Geruchssinn als vorhanden voraus und erproben nur die anziehende oder abstoßende Wirkung chemischer Stoffe auf Läuse. Es sollten dadurch meist „prophylaktische" Mittel zur Bekämpfung des Parasiten gefunden werden. Als einwandfreies Kriterium für das Vorhandensein eines Geruchsvermögens oder für seine Schärfe können diese Versuche nicht gelten, da es sich oft nicht um anerkannte Riechstoffe, sondern um ätzende Stoffe handelt, deren Wirkung auf die Laus keineswegs eine Geruchswirkung sein muß, also vielleicht etwas über die Brauchbarkeit dieser Mittel zur Bekämpfung der Laus, aber nichts Brauchbares über den Geruchssinn aussagt. Die Erfolge dieser Versuche sind noch dazu gering, da sich die Laus wenig oder gar nicht durch die angeführten chemischen Stoffe beeinflussen ließ. Einwandfreie Ergebnisse lieferten die Versuche, die von den natürlichen Lebensbedingungen der Laus ausgingen und dementsprechende Anordnung zeigten. Frickhinger (49) hat für die Kleiderläuse eine unterschiedliche Anziehung durch verschiedenen menschlichen Schweiß entdeckt. Das ließ wohl auf das Vorhandensein von Geruchssinn schließen. v. Prowazek (116) und Hase (65) führen als Beweis für den spezifischen Geruchssinn der Laus an, daß sie an manchen Tieren nicht zum Anstechen zu bringen sei. Dagegen läßt sich einwenden, daß da auch andere Gründe, etwa zu dichter Haarbesatz oder abweichende Hautbildung oder Wärmebedingungen einen Anstich verhindern können. Hase (65) hat außerdem gefunden, daß die Kleiderlaus dem menschlichen Finger „wie ein Hund an der Leine" nachläuft und dies auf Geruchssinn zurückgeführt. Schon E. Martini (102) hat darauf hingewiesen, daß dabei auch der Wärmesinn eine erhebliche Rolle spielen kann, hat jedoch

auf Grund eines Versuches zugegeben, daß auch Witterungsvermögen der Laus vorhanden sei.

Lichtreaktionen müssen bei allen Versuchen mit Läusen mit in Betracht gezogen werden. Der *Lichtsinn* ist zweifellos bei ihnen vorhanden. Albrecht Hase, der das Verhalten der Kleiderläuse zum Lichte experimentell untersucht hat, faßt seine Ergebnisse darüber folgendermaßen zusammen: „Mit Sicherheit konnte das ermittelt werden: Die Kleiderlaus besitzt verschiedenes Orientierungsvermögen für Lichtqualitäten. Die Lichtorientierung ist bei abnormen Hungerzuständen positiv, bei Sättigung und Beunruhigung negativ. Auch wurde unbestimmtes Verhalten festgestellt."

Es war wahrscheinlich, daß die Läuse als Insekten *Tangorezeptoren* besitzen müßten, die der Aufnahme von Tastreizen, d. h. „Reizen, die durch Berührung mit festen Körpern hervorgerufen werden, dienen" (Konrad Herter, 77). Die Bevorzugung gewisser Aufenthaltsorte und gewisser Unterlagen, das Bestreben der Läuse, „den Bauch an eine Kontaktfläche anzupressen" (Albrecht Hase), „die auffallende Leichtigkeit, mit welcher Läuse durch Abstreifen von ihrer Unterlage auf eine andere übergehen, wozu eine momentane Berührung genügt" (Sikora, 120) sprechen als Beweise aus der Literatur für die von mir vorgefaßte Meinung.

Das Bestreben der Schweinelaus, an geneigter Fläche mit dem Kopf nach oben zu laufen, führte zu Untersuchungen über den *negativen Geotropismus*.

Gerne sage ich allen denen Dank, die mich im Laufe meiner Arbeit unterstützt haben. Besonders danke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Gerhardt, für seine zahlreichen Anregungen und Unterstützungen, die er mir zuteil werden ließ. Weiter möchte ich den Herren Dr. Wulfsberg, Halle, Dr. Fischel, Halle, und Dr. Meyer, Leipzig, für Anregung und Hilfe meinen Dank aussprechen, ebenso Herrn Baesecke vom physikalischen Institut in Halle für den Beistand bei den Temperaturmessungen und Bestimmungen.

B. Zur Biologie der Schweinelaus.

I. Allgemeine Beschreibung der Schweinelaus.

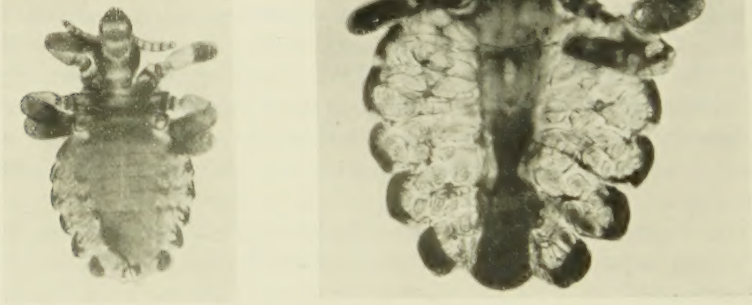
Die Schweinelaus, *Haematopinus suis* L. (Abb. 1 a, b) ist die größte Laus unter den Haematopiniden, den Tierläusen. Das Männchen erreicht im äußersten Falle, den ich angetroffen habe, eine *Gesamtlänge* von 4,1 mm und das Weibchen eine solche von 5,2 mm mit entsprechenden Abdomenbreiten von 2,1 mm und 2,4 mm. Die durchschnittliche Größe für Männchen beträgt 3,9 mm bei einer Abdomenbreite von 2,1 mm und für Weibchen 4,9 mm bei einer Abdomenbreite von 2,2 mm.

Die *Farbe* der Schweineläuse wechselt. Hungrige Läuse sehen grau, oft schmutziggrau aus. Die satte Laus trägt helles glänzendes Grau. Weiter bestehen Unterschiede zwischen Läusen verschiedener Schweinerassen. Beispielsweise

waren die mir zur Verfügung stehenden Tiere, die von Berkshireschweinen stammten, viel heller und glänzender als die, die vom deutschen Edelschwein abgelesen waren. Es ist möglich, daß es sich dabei um Unterarten der Schweinelaus handelt.

Der *flache, breite, stark chitinisierte Körper* der Schweinelaus mit seinen zäh festhaltenden *Klammerfüßen* trägt den Lebensverhältnissen des Parasiten Rechnung, die mannigfache mechanische Gefahren und Abwehrmaßnahmen des Wirtstieres für ihn mit sich bringen.

Er *kommt* auf allen Schweinerassen *vor*, die ich daraufhin betrachtet habe, in gleicher Weise auf dem Landschwein, auf dem deutschen Edelschwein, auf Berkshires und Wildschweinen, nur trifft er seine Wohnungsauswahl nach der individuellen Veranlagung[1] der einzelnen Schweine. Mit Vorliebe hält er sich auf gut genährten älteren Tieren auf. Alte Eber und alte Muttersauen



a b

Abb. 1. Die Schweinelaus. a Männchen, b Weibchen (stark vergrößert).

sind besonders von Schweineläusen befallen. Während man bei jüngeren und schlecht genährten Tieren nach ihnen suchen muß, sind sie dort oft zu Hunderten anzutreffen. Auf dem Kopf, auf dem Kamm, an den Ohren, an den Vorder- und Hinterbeinen, vereinzelt an den Flanken und kaum an dem Bauch sind sie zu finden, und gerne sitzen sie geschützt in den Falten der Haut. An allen den genannten Stellen gibt es wie Läuse auch Nisse. Das Schwein ist das einzige Wirtstier der Schweinelaus. Auf Menschen ist sie leicht zum Blutsaugen zu bringen; doch „gelang die Zucht nicht über die fünfte Generation; diese bestand schon aus Kümmerformen" (Sikora, 120). Auch Versuche, Schweineläuse auf Hunden, Meerschweinchen oder anderen Tieren anzusiedeln, blieben erfolglos. Das fremde Blut bekommt den Schweineläusen nicht auf die Dauer. Der vom Schwein abweichende Haarbesatz anderer Tiere ist außerdem ihrer Fortbewegung hinderlich. Eine Entfernung der Haare nimmt der Laus die Möglichkeit, sich festzuklammern und ausreichend zu ernähren.

II. Die Kopulation der Schweinelaus.

Die *Kopulation* der Schweineläuse ähnelt der der Kleiderläuse sehr. Sie ist ausführlich von L. Florence (40) geschildert. Oft kann man auf dem Schwein kopulierende Läuse beobachten. Auch in der Gefangenschaft kopulieren sie. Das Männchen kriecht von hinten unter das Weibchen, während dieses Blut

saugt, und versucht mit seinem ersten und zweiten Beinpaar dessen zweites und drittes Beinpaar zu umfassen. Das Weibchen erhebt sofort das Abdomen steil empor. Beide Partner stehen nun mit eng aneinander liegenden, etwas dorsalwärts gebogenen Abdomen in gleicher Richtung da. Das Männchen streichelt mit seinen Antennen den Kopf und reibt mit seinem Abdomen das Abdomen des Weibchens und führt schließlich seinen Penis in die weibliche Sexualöffnung ein. Die Zeichnung der Kopulationsstellung der Kleiderläuse von Albrecht Hase (65) ist auch für Schweineläuse charakteristisch (Abb. 2). Die Begattungsdauer ist für Schweineläuse geringer als für Kleiderläuse. Albrecht Hase (65) nimmt als höchste beobachtete Kopulationszeit für Kleiderläuse 70 Minuten und Sikora (120) als normale Kopulationszeit 70 Minuten an. Schweineläuse habe ich nie solange kopulieren sehen. Florence (40) nennt als normale Kopulationsdauer 10—15 Minuten, was auch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt.

Abb. 2. Begattung der Kleiderlaus. a Ansicht von oben; b Ansicht von der Seite. ♂ punktiert; ♀ schwarz (nach Hase).

III. Ei und Eiablage.

Die *Eier* sind länglich-oval gebildet und haben eine Länge von 1,5—1,57 mm und eine größte Breite von 0,5—0,75 mm. Nach der Ablage sehen sie weiß aus und werden später dunkler gelblich.

Florence schildert das Ablegen der Nissen (40, S. 647): „Nach 10 Minuten ununterbrochenen Blutsaugens zog das Weibchen die Mundteile heraus, blieb stehen und hielt das Abdomen in einer ungewöhnlichen Weise nach unten. Weder Fäces noch Blut wurden ausgestoßen. Zugleich mit der Eispitze erscheint ein Tropfen schleimiger Flüssigkeit. Nach einigen Sekunden läuft das Tier weg und läßt das Ei an einem Haare des Schweines befestigt zurück. Die Lage der Gonopoden ist nicht zu sehen, aber die hinteren Ränder des neunten Abdominalsegmentes umfassen das Haar, an welches das Ei gelegt wird." Oft gehen weibliche Läuse, die man in Glasschalen im Laboratorium hält, ein, weil die Nisse an dem glatten Glas nirgends einen Halt findet und halb im Körper der Laus stecken bleibt. Die Laus legt das Ei an die Basis der Schweineborsten und krabbelt davon. Das Ei haftet, durch eine Kittmasse an der Borste verankert, und wird so aus dem Körper der Laus herausgezogen. Die Lage der Eier am Grunde der Borste ist in zweierlei Hinsicht günstig. Einmal findet das Ei dort eine passende gleichmäßige Temperatur, die ihm zugute kommt, und weiter Schutz gegen mechanische Einflüsse. Die Anzahl der Eier, die ein Tier legt, schwankt nach meinen Beobachtungen nach dessen Ernährungszustand und der Außentemperatur. Sikora (120) hat eine Kleiderlaus insgesamt 198 Eier legen sehen und glaubt, daß in den ersten Tagen 3—4, später mehr, schließlich bis 10 Eier gelegt werden. Florence (40) hat gefunden, daß ein Tier nach der letzten Häutung während 16 Tagen 18 Eier legte und dann 6 Tage später starb. Der Deckel des Eies hebt sich, je nach der Temperatur früher oder später, von der Borste weg ab, und es entschlüpft die Larve. Der Entwicklungsgang des Embryos im Ei ist von Wulker (136) u. a. beschrieben.

IV. Entwicklung der Laus von der Larve bis zum geschlechtsreifen Tier.

Die *Larve* hat ein farbloses Aussehen. Ihr Kopf ist groß, und zwischen Tibia und Tarsus fehlen Gelenke. Sie macht im Laufe ihrer Entwicklung bis zum geschlechtsreifen Tier drei Häutungen durch. Die Reife ist beim Männchen und Weibchen durch das Erscheinen einer chitinigen Sternalplatte angezeigt, welche am Thorax 3 Tage nach der letzten Häutung erscheint. Der gesamte Entwicklungsgang vom Ei bis zum geschlechtsreifen Tier nimmt 29—33 Tage in Anspruch.

Zeit vom Legen der Eier bis zum Schlupfen der Larve	13—15 Tage
erste Häutung	5—6 Tage später
zweite Häutung	4 „ „
dritte Häutung	4—5 „ „
Eintritt der Geschlechtsreife	3 „ „

V. Saugakt, Blutaufnahme, Juckreiz und Quaddelbildung.

Die Schweinelaus lebt von strömendem Blut. Sie nimmt es mit ihrem Stech- und Saugrüssel auf, welcher tief im Kopfe verborgen liegt und erst beim *Saugakt* selbst ausgeführt wird. Die anatomischen Einzelheiten über den Stech- und Saugapparat bringt L. Florence ausführlich (40, S. 675 ff.). Hoog (40), Swammerdamm (127), Chlodowsky (14), Enderlein (21), Hase (65) u. a. haben sich eingehend damit beschäftigt. Die Schweinelaus, die saugen will, läuft lebhaft auf der Haut des Wirtstieres hin und her. Die Antennen schlagen in rascher Folge tastend die Schweinehaut. Vor dem Einstich machen die Läuse, wie A. Hase (65, S. 83 unten) besonders bemerkt, bisweilen recht merkwürdige Bewegungen: „Sie rütteln und schütteln gleichsam ihren Körper, indem sie alle Füße lebhaft bewegen, aber dabei nicht von der Stelle kommen." Eine Deutung dieser Bewegungen ist nicht gegeben. Das gleiche Verhalten zeigt die Laus, ehe sie in ihr passender Temperatur im Laboratorium zur Ruhe kommt. Es ist durchaus möglich, daß diese Bewegungen mit dem feinen Temperatursinn der Laus in Zusammenhang stehen. Später komme ich darauf ausführlich zurück. Weiter senkt die Laus den Kopf, hebt des öfteren das Abdomen und sticht ein. Das Haustellum wird zunächst ausgestülpt und mit den zahlreichen Buccalzähnen an der Haut befestigt. Dann treiben die Protraktoren des Kopfes den langen Rüssel in die Schweinehaut hinein. Eine tubenartige Erweiterung des Pharynx dient als Pumpe und befördert das Blut durch Pharynx und Ösophagus sofort in den Magen. Den Saugakt selbst eröffnen und begleiten peristaltische Bewegungen des Darmes, welche schon von Swammerdamm (127) und vielen nach ihm beobachtet worden sind. Während des Saugens suchen die Tiere für ihre Füße festen Halt an Borsten oder Hautunebenheiten.

Die Häufigkeit der *Blutaufnahme* ist für Schweinelläuse verschieden. Dabei spielt besonders die Temperatur eine Rolle, welche den Stoffwechsel und den Trieb zur Nahrungsaufnahme beeinflußt. L. Florence (40) gab ihren Läusen 3—4mal täglich Gelegenheit, Blut zu saugen. Diese Gelegenheiten wurden nicht immer ausgenutzt. Die Zeit, die eine Laus für einen Saugakt braucht, wechselt. Oft bringt nicht der erste Anstich Erfolg, oft wird das Saugen kurz unterbrochen. Die angegebenen Zeiten schwanken sehr, von 10 Minuten bis zu mehreren Stunden. Die Kotabgabe erfolgt sofort und vorher. Die Verdauung ist schnell abgelaufen.

Das Sekret, welches von den Speicheldrüsen in die Haut eingeführt wird, verursacht oft *Juckreiz* und *Quaddelbildung*. Bei Kleiderläusen wird der Stich nach A. Hase (65) und Sikora (120) nicht immer und überall gleichstark gespürt. L. Florence (40) hat bei allen Stichen, welche sie am Arm von Schweinelläusen bekam, stets nur eine kurz verbleibende Rötung, Sikora dagegen Schwellungen von 1—5 mm Rundung festgestellt, die nach 1—2 Tagen eintraten und länger

als 24 Stunden blieben. Am Schwein sind Quaddeln zu finden und offene Wunden. Besonders bei starkem Läusebefall ist die Haut mit roten Strichen und Punkten übersät.

VI. Widerstandsfähigkeit der Schweineläuse gegen mechanische Einflüsse.

Die Schweinelaus als Ektoparasit ist an die auf dem Schwein, ihrem Wirtstier, herrschenden Verhältnisse gebunden, und dem entspricht in vieler Beziehung ihr Bau und ihre Lebensweise.

Oft ist sie mechanischen Einflüssen ausgesetzt. Das Schwein scheuert sich. Sie wird gedrückt und gequetscht und kommt in Gefahr, von ihrem Wohnort abgestreift zu werden. Gegen beide Möglichkeiten ist sie geschützt, gegen die eine durch ihre Chitinisierung und ihre Unempfindlichkeit gegen Verletzungen, gegen die andere durch den Bau ihrer Füße.

Ich habe die Widerstandsfähigkeit der Schweinelaus untersucht. Die Zähigkeit des Chitinpanzers ist ebenso wie bei Kleiderläusen erheblich, und es gilt auch hier die Feststellung von Fahrenholz (31, S. 3), „es ließen sich Läuse in ihrer Länge durch Drücken verlängern, ohne im übrigen ihre Gestalt wesentlich zu verändern.“ — Belastungsproben haben die *Tragfähigkeit des Chitinpanzers* ermittelt. Die Läuse wurden zwischen zwei Glasplatten gelegt, und auf die obere Glasplatte wurde ein Glastrichter gestellt, welcher bis zum Platzen der Laus mit Schrotkugeln angefüllt wurde. Die obere Glasplatte war so klein, daß die gesamte Last möglichst auf der Laus lag. Es wurden 100 Tiere sofort nach der Entnahme vom Schwein und 100 Tiere nach 24 Stunden Hunger hierzu verwendet.

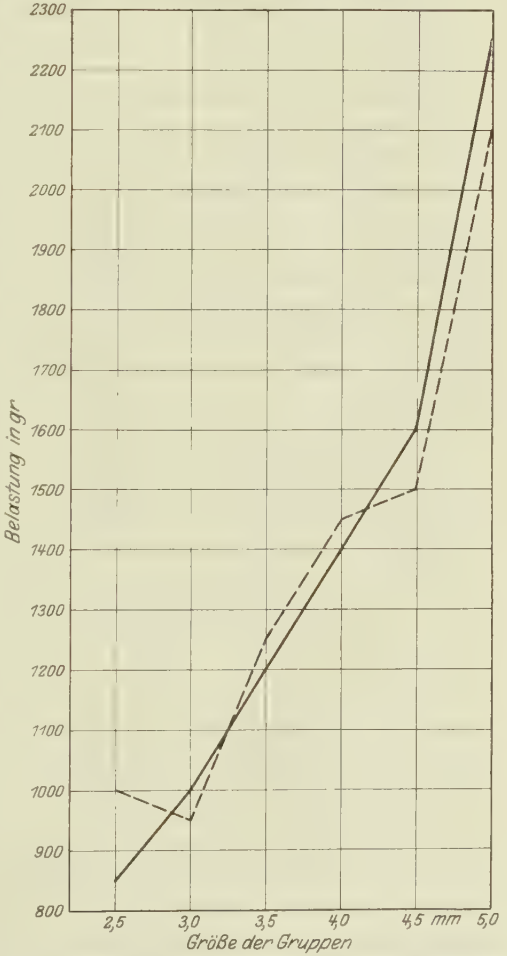


Abb. 3. Mittel der Tragfähigkeit von je 100 Schweineläusen nach 24 Std. Hunger — — — und frisch vollgesogen —.

Alle Tiere wurden vorher nach Geschlecht, Länge und Abdomenbreite bestimmt. Die erhaltenen Belastungszahlen wurden nach Größe der Tiere zusammengestellt, und für jede Gruppe wurde das arithmetische Mittel der ertragenen Belastung berechnet. Die Mittelwerte sind in Abb. 3 zu einer Kurve zusammengestellt, die

aussagt, welche Belastung die angeführten Tiere bestimmter Größe ertrugen. Man sieht daraus, wie mit der Größe die Tragfähigkeit konstant steigt. Zwischen frisch vom Schweine kommenden Läusen und solchen, welche 24 Stunden gehungert hatten, war kein erheblicher Unterschied festzustellen. Die Tragfähigkeit ist sehr hoch, so daß wohl kaum eine Schweinelaus durch das Scheuern des Schweines zugrunde geht.

Verletzungen, die vielleicht vorkommen konnten, ertragt die Schweinelaus ebenfalls gut. Ich habe hunderten von Läusen Fühler, Füße, Kopf oder Abdomen abgeschnitten, ohne daß sie daran eingegangen wären, und bei nicht zu schweren Verletzungen blieben sie in ihrem Verhalten völlig normal.

Die Klammerfüße der Läuse halten zäh an dem einmal erfaßten Stoffe, an den Schweinebors ten, fest, und es ist nur mit Gewalt möglich, Laus e davon abzustreifen. Das liegt an dem *Bau der Füße*, der bereits von mehreren Autoren beschrieben worden ist, zuerst von Osborn (111). Dieser Bau setzt den Parasiten in den Stand, die Borsten fest zu umfassen und sich gegen Abstreifen zu wehren. Die Tibia ist an ihrem distalen Ende doppelt so dick wie an ihrer Ansatzstelle. Sie ist gewissermaßen in zwei Schenkel ausgezogen. An dem oberen Schenkel setzt der Tarsus gelenkig an und der untere Schenkel ist als daumenartiger Fortsatz ausgebildet, der einen Stachel trägt. In der von den beiden Schenkeln gebildeten konkaven Bucht sitzt ein polsterartiges Skelettstück, das seinerseits wiederum zwei Stacheln und zwei Haare als Anhängsel besitzt und vorgeschoben werden kann. Vom Tarsus aus läuft parallel zur Oberfläche des Tibiapolsters ein weiterer Stachel. Die gesägte Klaue des Tarsus kann eingeschlagen werden und kommt auf den daumenartigen Stachel der Tibia zu ruhen. Es wirken so Tibia und Tarsus mit ihren Stacheln und Polstern schraubenartig, und sie umspannen von allen Seiten fest die umfaßte Borste.

Gegen *Feuchtigkeit* und *Nässe*, die auf dem Schweine leicht auftreten können, ist die Schweinelaus unempfindlich. Man kann sie 24 Stunden unter Wasser tauchen und sie dann nach 6 Stunden der Trocknung wieder zum Leben und zum Blutsaugen bringen.

C. Spezielle Sinnesphysiologie der Schweinelaus.

I. Der Temperatursinn der Schweinelaus.

1. Abhängigkeit des Stoffwechsels der Schweinelaus von der Temperatur.

Untersuchungen über den Temperatursinn der Schweinelaus erfordern als Voraussetzung Kenntnisse über den Grad der Abhängigkeit des Stoffwechsels der Laus von der Temperatur.

a) Lebensdauer der Läuse bei Hunger und bestimmter Temperatur.

Um etwas darüber zu erfahren, habe ich Läuse im Hungerzustand bei verschiedenen Temperaturen beobachtet. Ich habe sie alle gleichzeitig dem Schweine entnommen und dann bei gleichbleibender Temperatur ohne Nahrung bis zu ihrem Tode gehalten. Durch die gleichzeitige Entnahme war einigermaßen die Gewähr für eine gleichmäßige Verfassung der Tiere gegeben. Für jeden Versuch wurden 25 Männchen und 25 Weibchen verwendet. Höhere Temperaturen erhielt ich im Thermostaten, auch Temperaturen um 20° C in oder auf dem Thermostaten, die übrigen im Kühlschrank.

Eine Zusammenstellung der arithmetischen Mittelwerte der einzelnen Versuche ergibt folgende Tabelle:

Tabelle 1.

Temperatur in Graden C	Durchschnittliche Lebensdauer	
	Männchen	Weibchen
60	15,5 sek.	20,7 sek.
50	9,3 min.	11,3 min.
40	7,1 Std.	8,2 Std.
30	24,4 Std.	25,4 Std.
18—22	74,08 Std.	83,2 Std.
8—12	54,56 Std.	63,16 Std.
+5 bis −5°	31,84 Std.	34,12 Std.

Die von Albrecht Hase und anderen Autoren gefundene Abhängigkeit der Lebensdauer der Läuse von der Temperatur trifft also auch für Schweineläuse zu. Doch ist nach meinen Versuchen der Grad der Abhängigkeit bei Schweineläusen ein anderer als bei Kleiderläusen. Bei 60° ist ihre Lebensdauer nur gering. Sie steigt mit abfallender Temperatur, erreicht ihren Höhepunkt um 20° und fällt bei niedrigeren Temperaturen langsam wieder ab. Die höchste Temperatur, welche ertragen wird, liegt zwischen 60 und 70°, die niedrigste wahrscheinlich zwischen —20 und —30°, jedoch war es mir nicht möglich, so tiefe Temperaturen zu bekommen. Ein Unterschied in der Widerstandskraft von Männchen und Weibchen ist bei allen Versuchen festzustellen, außer bei den Kälteversuchen, bei welchen sich die Lebensdauer ausgleicht. Die Weibchen leben durchweg länger als die Männchen. Das ist sicher auf den Größendimorphismus zurückzuführen. Die größeren Weibchen ertragen Hitze und wahrscheinlich auch Kälte besser als die 1 mm kleineren Männchen.

b) Verhalten der Läuse bei Hunger und bestimmter Temperatur.

Das Verhalten der Läuse innerhalb der einzelnen Versuchsgruppen ergab deutlich die Abhängigkeit des Stoff- und Kraftwechsels von der Temperatur. Bei Temperaturen von 60—40° befanden sich die Tiere in dauernder, sehr lebhafter Bewegung bis zu ihrem Tode. Eiablage kam vor, doch starben die Tiere oft während der Eiablage. Bei Temperaturen von 40—35° saßen sie wohl hin und wieder kurz ruhig da, krochen jedoch bald von neuem lebhaft umher. Nissen wurden häufig abgelegt. Erst unterhalb 35° stellten die Läuse nach einiger Zeit ihre Bewegungen ein und kamen in einen Zustand völliger Ruhe. Die Nissenablage wurde geringer mit sinkender Temperatur und wie bei Kleiderläusen unter 10° völlig eingestellt. Die Häufigkeit der Blutaufnahme nach Hungerzuständen bei bestimmter Temperatur ist für Kleiderläuse bereits von

Albrecht Hase (65, S. 72) betont. Schweinelläuse verhalten sich dementsprechend. Je höher die Temperaturen, desto schneller geht der Stoffwechsel vor sich und desto höher ist das Nahrungsbedürfnis. Bei den Ruhestadien, welche bei Temperaturen unter 30° nach einiger Zeit eintreten, möchte ich zwei Arten von Ruhestadien unterscheiden: die Akinese bei Temperaturen von 35—15° und die Erstarrung bei Temperaturen unter 15°. Beide sind verschieden bedingt, und zwischen beiden gibt es Übergänge.

c) Die Akinese bei normaler oder annähernd normaler Temperatur.

Unter Akinese verstehe ich einen Zustand, der in einer ganz bestimmten Haltung der Laus zum Ausdruck kommt und sich von dem einfachen Ruhezustand in mancherlei Hinsicht unterscheidet. Die Tiere sitzen in charakteristischer Stellung mit etwas erhobenem Abdomen, etwas angezogenen Beinen, zum Boden oder nach rückwärts geschlagenen Fühlern da und verharren in dieser Stellung unbeweglich längere Zeit. Durch gewisse Reize, etwa Erschütterung oder Belichtung oder bestimmte Erwärmung ist die Akinese schnell herbeizuführen. Sie ist ein Zustand, der unter normalen oder annähernd normalen Verhältnissen bei der Schweinelaus auftritt und nicht durch den Stoffwechsel beeinflußt wird. Wäre sie vom Stoffwechsel abhängig, welcher mit sinkender Temperatur langsamer vor sich geht, so müßte die Ruhe mit sinkender Temperatur auch schneller eintreten. Dies ist jedoch nicht der Fall. Ich habe in der Herterschen Temperaturorgel, welche ich später noch zu beschreiben habe, Schweinelläuse bei 28, 26 und 22° durch Überstülpen von Tuben festgehalten und zur Ruhe kommen lassen. Dabei kamen stets die bei 28° sitzenden Tiere vor den anderen zur Ruhe. Daraus habe ich auf einen Temperaturreiz geschlossen, welcher auf die Organe des Temperatursinnes der Laus wirkt und stärker wird, je weiter die einzelne Temperatur von der Normaltemperatur, welche auf dem Schwein herrscht, abweicht. Von einer Erschlaffung der Läuse kann man nicht reden, da einmal die Tiere sofort nach der Entnahme vom Schwein zum Versuch verwendet wurden, und da ich weiter Läuse im Zustande der Akinese auch auf dem Schweine selbst beobachten konnte. Die Laus fällt also bei normaler Temperatur und bei gleichzeitigem Mangel anderer störender Reize in die Akinese, welche als natürlicher Zustand in ihrem Leben zu werten ist. Dafür spricht auch die Bedeutung der Unterlage, auf welcher die Laus sitzt, für die Akinese. Sitzen verschiedene Tiere gleicher Verfassung bei Zimmertemperatur von 24° C beispielsweise, wie bei meinen Versuchen, gleichzeitig auf Holz und Glas, so kommen stets die auf dem Holz sitzenden Tiere zuerst zur Ruhe. Man kann also annehmen, daß die Unterlage Glas auf die Laus irgendeinen Reiz ausübt, welcher den Eintritt der Akinese verzögert. Dieser Reiz kann durch das schlechte Wärme-

leitungsvermögen des Glases hervorgerufen sein, er kann auch in der Glätte des Glases seine Begründung finden; jedenfalls können die Wärmeunterschiede zwischen Holz und Glas, welche beide lange Zeit in gleicher Temperatur gelegen hatten, nicht groß genug gewesen sein, den Stoffwechsel der Laus zu beeinflussen. Also muß die Akinese ein Zustand im Leben der Schweinelaus sein, welcher, nicht stoffwechselbedingt, unter Ausschaltung gewisser Reize bei normalen Verhältnissen zwangsläufig eintritt.

Das Verhalten der Tiere beim Verfallen in die Akinese ist stets charakteristisch. Die Laus verfällt ziemlich plötzlich aus lebhafter Bewegung in Ruhe. Die Beine betasten, während sie auf der Stelle sitzen bleibt, in kurzen Intervallen die Unterlage, oft werden sie weit vom Körper weg ausgestreckt, oft auch danach oder gleich nahe an den Körper herangezogen. Das Abdomen wird langsam gehoben und wieder gesenkt, die Fühler pendeln langsam und mit starkem Ausschlag hin und her und stehen schließlich in einer Geraden oder etwas nach dem Thorax zurückgebogen still. Eine in Akinese befindliche Laus unterscheidet sich wesentlich von der, welche durch tiefe Temperaturen in einen Zustand der Erstarrung gekommen ist.

d) Erstarrung der Schweinelaus bei Kältewirkung.

Bei der *Erstarrung* spielt die Temperatur nicht als Reiz eine Rolle, sondern die Lebensfunktionen sind offenbar stark unterbunden und setzen erst wieder bei gesteigerter Temperatur ein. Bei 10° C mußte ich die Läuse, welche 24 Stunden dieser Temperatur ausgesetzt waren, lang-

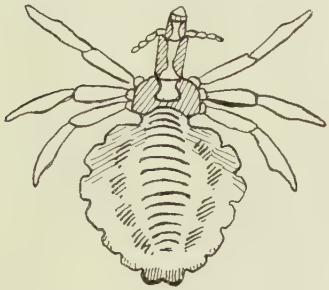


Abb. 4. Laus in Akinese.

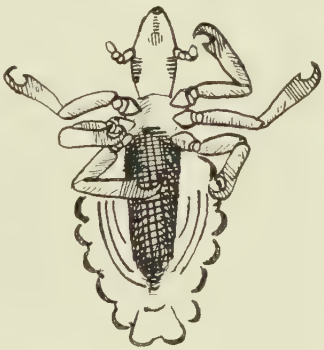


Abb. 5. Laus in Erstarrung.

sam wieder erwärmen, um sie zur Beweglichkeit zurückzubringen. Sie boten ein anderes Bild als die in Akinese befindlichen Tiere: die Beine waren stets krampfhaft nach dem Körper zu gebeugt, der Darm trat scharf umrissen hervor und das darin befindliche noch unverdaute Schweineblut war als bläulich-schwarzer Strich durch die Haut zu er-

kennen und trat bei zu schnellem Übergang in höhere Temperatur als rotes Blut aus dem After aus. Oft lagen die Läuse auf dem Rücken und saßen niemals so auf ihrer Unterlage, wie dies bei der in Akinese befindlichen Laus der Fall war. Noch deutlicher traten diese Merkmale bei tieferen Temperaturen in Erscheinung. Die Verschiedenheit beider Zustände, des Zustandes der Akinese und des Zustandes der Erstarrung, sollen die Zeichnungen Abb. 4 und 5 kennzeichnen. Bei -0^{0} C brauchten die Läuse durchweg ungefähr 1 Minute bis zur Erstarrung, und je länger man sie der Einwirkung der Kälte aussetzte, desto längere Zeit hatte man auch zu ihrer Wiederbelebung nötig. Zwischen Akinese und Erstarrung gibt es Übergänge. Es ist schwer, einen Temperaturgrad zu finden, der als Grenzwert zwischen den Temperaturen gelten könnte, bei denen Erstarrung und solchen, bei denen Akinese eintritt.

2. Der Temperatursinn der Schweinelaus.

a) Unterscheidungsvermögen für Temperaturen.

Um zu bestimmen, ob die Schweinelaus Temperaturreizen gegenüber eine aktive Einstellung zeigt, habe ich eine Reihe von Versuchen ausgeführt. Zwei Vorversuche sollten zunächst die prinzipielle Frage beantworten, ob überhaupt Temperatursinn vorhanden sei. Im ersten Versuch diente als Versuchsmittel ein Pappkarton, welcher auf drei liegenden Tuben ruhte, von welchen die mittlere mit warmem, die beiden äußeren mit kaltem Wasser gefüllt waren. Der Karton stellte also eine teilweise unterwärmte Platte dar, und zwar waren Übergänge zwischen Warm und Kalt auf dem Karton mit dem Finger deutlich zu prüfen. Setzte ich nun Läuse auf den warmen Teil der Platte, so liefen sie lebhaft auf diesem umher, ohne die Warm-Kaltgrenze zu überschreiten und kamen nach einiger Zeit zur Ruhe. Es schien also so, daß die Tiere die verschiedenen Wärmezustände, welche auf der Platte herrschten, wahrnehmen konnten. Man hätte jedoch trotzdem an einer aktiven Einstellung der Schweinelaus zu strahlender Wärme zweifeln können. Das Tier konnte, da es einmal auf einer Unterlage saß, deren Temperatur seiner normalen Lebenstemperatur entsprach, sitzen bleiben und bei einem plötzlichen Übergang zu dem viel kälteren Teil der Platte zurückschrecken. Das hätte für ein grobes Unterscheidungsvermögen für Warm und Kalt, jedoch nicht für eine aktive Einstellung zu strahlender Wärme gesprochen.

Den Beweis *positiver Thermotaxis* der Schweinelaus erbrachte mir der zweite Vorversuch. Ich näherte der Laus einen erwärmten Glasstab. Sie reagierte sofort auf die strahlende Wärme, und ich konnte sie, während sie dem Stabe nachkroch, langsam umherführen und in jeder Richtung leiten. Die Intensität der Wirkung des erwärmten Stabes auf die Laus war abhängig von seiner Dicke und dem Grad seiner Erwärmung. Die

Wirkung eines Stabes von 0,5 cm Dicke, welchen ich so erwärmt hatte, daß man ihn eben noch berühren konnte, erstreckte sich auf eine Entfernung von 1—2 cm. Erhitzte ich ihn stärker, so zog er die Laus aus größerer Entfernung an, schreckte sie jedoch, sobald sie zu nahe kam, ab. Daraus ging mit Bestimmtheit hervor, daß die Schweinelaus ein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Wärmegrade besitzen mußte, und es galt nun, eine Methode zu finden, welche eine genaue Bestimmung der Wahltemperatur der Laus zuließ.

b) Die Wahltemperatur der Schweinelaus.

Zur Bestimmung der Wahltemperatur bediente ich mich der Herterschen Temperaturorgel, welche er in seinen „Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten" (77, S. 225/226) anführt. Ich benutze

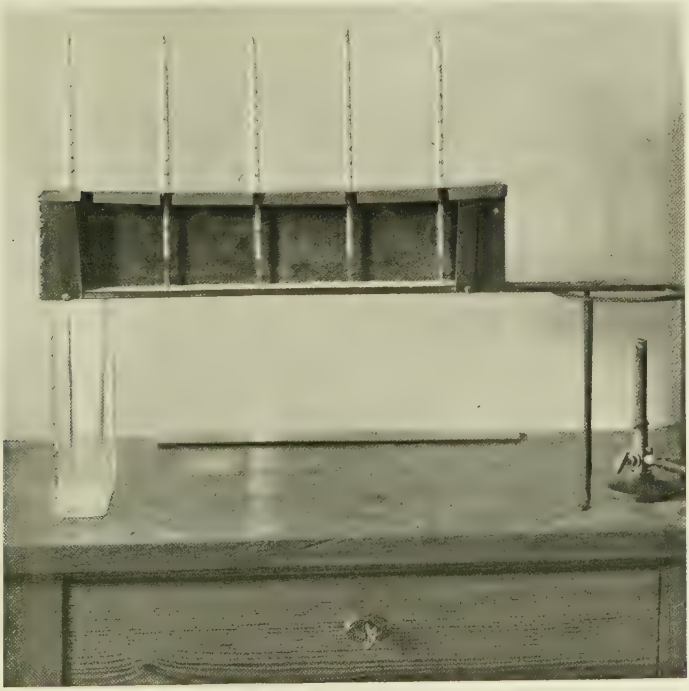


Abb. 6. Temperaturorgel.

sie in etwas abgeänderter Form, wie sie Abb. 6 wiedergibt. Der Boden der Orgel besteht aus einer 61 cm langen, 6 cm dicken und 3 cm breiten Eisenschiene, welche auf der einen Seite von einem eisernen Stativ, auf der anderen Seite von einem Glasgefäß getragen wird. Der Schiene sitzt ein Kasten von der Breite der Eisenschiene, von 10 cm Höhe und 4,5 cm Länge derart auf, daß die Eisenschiene Boden des Kastens ist, und daß

das eine Ende des Kastens mit dem Ende der Eisenschiene, welches auf dem Glasgefäß ruht, zusammenfällt. Der Kasten besteht aus Eisenblech, welches als zusammenhängender Mantel die eine Längsseite, die beiden Schmalseiten und, von den Schmalseiten ausgehend, je 3 cm der anderen Längsseite des Kastens bildet. Die Verbindung zwischen den beiden 3 cm langen Eisenteilen der zweiten Längsseite stellt eine dünne Glasscheibe her. Zwischen den Eisenteilen des Kastens und der Eisenschiene ist eine Isolierschicht aus Asbest eingelegt. Dem Boden des Kastens liegt eine dünne Pappe auf, welcher ihrerseits dünnes Fließpapier aufgeklebt und welches durch Querstriche in Abschnitte von 1 cm Länge geteilt ist. Die Striche sind mit Ziffern von 1—44 versehen. Der Deckel des Kastens besteht aus Pappe, in welcher fünf Löcher sind. In den Löchern stecken Thermometer. Die Thermometer haben untereinander einen Abstand von 9 cm. Die Quecksilberkugeln der Thermometer kommen auf die Teilstriche der Zentimetereinteilung 39, 30, 21, 12 und 3 zu stehen. Das dem Stativ zunächstliegende Thermometer ist Thermometer I; das nächste Thermometer II usf. bis V. Das vom eisernen Stativ getragene Ende der Schiene wird durch einen Bunsenbrenner erwärmt, am anderen Ende ist durch Einfüllen von Wasser in das Glasgefäß Kühlung möglich.

Bei der Herterschen Temperaturorgel besteht der Kasten der Orgel, welcher der Schiene aufsitzt, aus Glas. Seine beiden Schmalseiten sind mit schwarzem Papier beklebt. Der Boden ist nicht mit Pappe bedeckt, sondern mit weißer Ölfarbe angestrichen. Der Bunsenbrenner steht in einem Blechkasten, um bei Dunkelversuchen Abblendung der Flamme erreichen zu können. An die Stelle des Glasgefäßes tritt dort ein Stativ. Der Kasten aus Blech ist haltbarer. Die Wärmeleitung leidet infolge der Asbestisolierung nicht, und außerdem ist eine Regulierung der Lichtverhältnisse leicht möglich. Die Blechhülse um den Bunsenbrenner wird durch den Blechkasten überflüssig. Die Kühlung am kalten Ende der Schiene mit Wasser erwies sich als vorteilhaft für den Temperaturabfall. Der Boden mußte in meinem Falle mit Pappe belegt werden, damit die Läuse einen Halt für ihre Füße bekamen und ungehindert umherkriechen konnten.

Die Wärme des Bunsenbrenners erzielt auf der Eisenschiene ein Temperaturgefälle, dessen verhältnismäßigen Abfall die Thermometer ziemlich genau ansagen. Herrscht auf der Schiene einmal ein der Wärmezufuhr entsprechendes Temperaturgefälle, so bleibt dies bei konstantem Gasdruck unverändert bestehen. Die Thermometer geben jedoch nicht die auf der Schiene tatsächlich vorhandenen Temperaturen wieder, sondern eine Temperatur, die zwischen der Temperatur der Schiene und der Lufttemperatur des Kastens liegt, welche natürlich beide von der Außentemperatur abhängig sind. Ich habe meine Versuche über die Wahltemperatur der Schweinelaus bei annähernd gleicher Außentemperatur ausgeführt, nämlich bei 18 –22° C. Die Thermometer zeigten stets die Grade 22—23 —25—29 –41° C. Mit Hilfe von Thermoelement und Galvanometer ließ sich leicht die an der Aufsatzstelle der Thermometer herrschende wahre Temperatur bestimmen. Das Thermoelement stand

gewissermaßen für den Körper der Laus. Ein Vergleich zwischen Thermometertemperatur und wahrer Temperatur ergibt folgende Tabelle:

Tabelle 2.

	Thermometer V	Thermometer IV	Thermometer III	Thermometer II	Thermometer I
Thermometertemperatur .	41	29	25	23	22
Wahre Temperatur. . . .	52,7	33,2	27,4	24,6	23,3

Trägt man nun in einem Koordinatensystem auf der Ordinate die wahren Temperaturen, auf der Abszisse die Zentimetereinteilung der Temperaturorgel mit dem Stand der Thermometer ein, so bekommt man eine Kurve, welche das Ablesen der auf den einzelnen Zentimeterstrichen vorhandenen wahren Temperatur zuläßt. Die Versuche zur Bestimmung der Wahltemperatur der Schweinläuse gingen stets auf die gleiche Art

Abb. 7. Teil der Temperaturorgel mit zur Ruhe gekommenen Läusen.

vor sich. Die Orgel war mit der Glasseite des Kastens dem Fenster zu aufgestellt. Das Licht fiel senkrecht zu der Längsachse der Eisenschiene ein, die Wärme wirkte dagegen in der Richtung der Längsachse der Schiene, so daß das Licht kaum das Verhalten der Laus gegenüber der Wärme stören konnte. Die Temperatur der Thermometer war stets die gleiche. Versuche, bei welchen die Temperatur nicht konstant blieb, wurden nicht mit in Betracht gezogen. Die Läuse wurden auch hier sofort nach der Entnahme vom Schwein für die Untersuchung gebraucht. Es wurde nie mehr als eine Laus in die Orgel eingesetzt, um zu ver-

Tabelle 3.

Zentimetereinteilung	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Ruhepunkte v. 200 Männchen .		1	4	8	8	12	12	16	34	28	19	14	14	12	8	6	2	2
Ruhepunkte v. 200 Weibchen.		2	5	6	7	9	13	14	37	28	22	12	12	14	8	7	2	2
Temperaturgrade in Celsius .	25,3	25,6	25,9	26,2	26,5	26,8	27,1	27,4	28,05	28,20	29,35	30,0	30,65	31,30	31,95	32,6	33,2	35,3

hindern, daß eine gegenseitige Störung das Eintreten der Akinese verzögerte. Die Einsatzstelle lag der Einheitlichkeit halber stets zwischen den Teilstrichen 11 und 12. Dort war das Temperaturgefälle noch so stark, daß es bei der Wärmeempfindlichkeit der Läuse stets eine positive Thermotaxis herbeiführen mußte. Die überschrittenen Zentimeterfelder wurden notiert, und zwar wurden die einzelnen Felder durch die nächsthöhere Ziffer bezeichnet, z. B. das zwischen 11 und 12 liegende Feld durch die Ziffer 12. Kam die Laus an einer Stelle zur Ruhe, so wurde sie längere Zeit ungestört in diesem Zustand gelassen, blieb sie sitzen, so wurde ihr Ruhepunkt als Punkt ihrer Wahltemperatur notiert. Abb. 7 soll zeigen, wie sich mehrere Läuse, welche gleichzeitig in die Orgel eingesetzt worden sind, an den Stellen ihrer Wahltemperatur niedergelassen haben, und wie sie zur Ruhe gekommen sind. Die Ruhepunkte von 200 Männchen und 200 Weibchen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Die Höhepunkte der Beobachtungszahlen liegen sowohl für Männchen als auch für Weibchen zwischen den Teilstrichen 21 und 22 der Zentimetereinteilung. Von diesem Punkte aus gerechnet liegen ungefähr doppelt soviel Beobachtungszahlen auf der warmen wie auf der kalten Seite der Orgel (Tabelle 4).

Auch ist die Abnahme der Beobachtungszahlen nach der warmen Seite eine stetigere als nach der kalten Seite; daher kann man mit einer höheren Wahltemperatur als der Temperatur zwischen den Teilstrichen 21 und 22 rechnen. Das arithmetische Mittel gibt für die Männchen als mittleren Ruhepunkt 22,845, für die Weibchen 22,9 der Zentimetereinteilung an. Das entspricht für Männchen und Weibchen einer *Wahltemperatur* von 28,6° C. Eine Berechnung nach variationsstatistischer Methode ergibt für Männchen eine Wahltemperatur von 28°, für Weibchen eine solche von 29°. Ich führe die variationsstatistische Berechnung nicht an, da der arithmetische Mittelwert als Resultat dasselbe sagt. Die Frequenzkurven (Abb. 8 und 9) sollen die gefundenen Werte graphisch darstellen. Auf der Ordinate sind die Beobachtungszahlen, auf der Abszisse die Zentimeterziffern der Orgel eingetragen.

Die Schweinelaus besitzt also ein feines Unterschei-

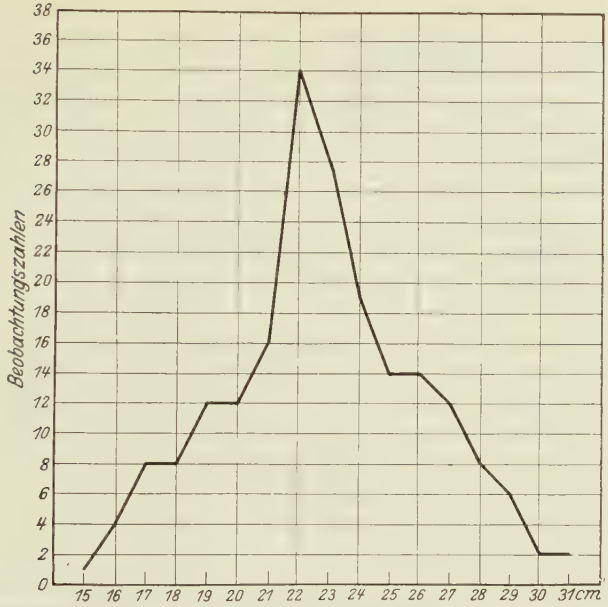


Abb. 8. Graphische Darstellung der Ruhepunkte von 200 Männchen in der Temperaturorgel. Frequenzkurve.

Abb. 9. Graphische Darstellung der Ruhepunkte von 200 Weibchen in der Temperaturorgel. Frequenzkurve.

Tabelle 4.

Geschlecht	Beobachtungen auf der kalten Seite der Orgel	Höchstzahl der Beobachtungen zwischen den Teilstrichen 21 u. 22	Beobachtungen auf der warmen Seite der Orgel
männlich	61	34	105
weiblich	57	37	107

dungsvermögen für verschiedene Temperaturen und ihre Wahltemperatur liegt bei 28,6° C. Zwischen Männchen und Weibchen besteht kein wesentlicher Unterschied in der Wahltemperatur.

c) Die Organe des Temperatursinnes.

Die Betrachtungen über die *Organe des Temperatursinnes* der Schweinelaus lassen sich in zwei Fragen auflösen. 1. Sind die Organe des Temperatursinnes der Schweinelaus an bestimmten Körperstellen lokalisiert oder sind sie über den ganzen Körper verteilt? 2. Gibt es bei einer Verteilung der Organe des Temperatursinnes über den ganzen Körper einzelne Stellen erhöhter Perzeption von Temperaturreizen oder besonderer Einstellung für verschiedenartige Temperaturwirkung? Zu einer Bestimmung der Lage der Organe des Temperatursinnes mußte die Wirkung der Temperatur auf normale und im Vergleich dazu auf solche Läuse beobachtet werden, bei denen die eine oder die andere Körperpartie für die Reizaufnahme ausgeschaltet war. Die Ausschaltung erfolgte meist durch Amputation, teilweise durch eine Überpinselung mit Fixativ. Bei dem Amputieren mußte darauf geachtet werden, daß nicht zu erhebliche Störungen des gesamten Tierorganismus irreleitende Versuchsergebnisse herbeiführten. Diese Gefahr lag nicht vor, da die Versuchsergebnisse selbst bei einer vorhandenen Störung des Organismus der Schweinelaus einwandfreier Art waren. Als Quelle strahlender Wärme diente ein erhitzter Glasstab, welcher der Laus genähert oder von ihr weggeführt wurde. Die normale Laus folgte ihm, wie bereits früher erwähnt, ohne große Rücksicht auf Lichtverhältnisse in jeder Richtung. Die Wirkung erstreckte sich je nach Dicke oder Erwärmung des Stabes auf kürzere oder weitere Entfernung. Nach und nach wurden nun alle Körperteile der Laus amputiert, die weggenommen werden konnten, ohne ein Fortkommen des Tieres gänzlich auszuschalten. Es ließen sich auf diese Weise nach und nach Antennen, Kopf, Abdomen und zwei Paar Füße amputieren und trotzdem reagierte der zurückgebliebene Thorax mit nur einem Paar von Füßen wahrnehmbar auf Wärme. Dieselben Erfolge erzielte man bei einer Überpinselung mit Fixativ. Es handelt sich hierbei um positive Einstellung zur Temperatur, da die Tiere noch deutlich dem sich entfernenden Glasstabe nachzukriechen versuchten. Organe des Temperatursinnes müssen also über den ganzen Körper verbreitet sein.

Dabei konnten natürlich Körperstellen vorhanden sein, die stärker auf Temperaturreize reagierten oder für besondere Wärmequalitäten als Reizaufnahmestellen in Betracht kamen. Die Art der Reaktion nach der Amputation der einzelnen Körperteile ließ auch darüber Schlüsse zu. Die Normaltiere liefen dem Glasstab in gerader Bahn und eiligst nach. Desgleichen die Tiere ohne Abdomen, anders die Läuse ohne Antennen oder den vorderen Teil des Kopfes. Bei solchen Läusen kam es oft vor, daß sie bei dem Streben nach der Wärmequelle die Orientierung verloren und im Kreise umherliefen, ehe sie wieder dem Glasstab zukrabbelten. In der Temperaturorgel fanden antennenlose Tiere die übliche Wahltemperatur wie Normaltiere; doch war ihre Laufbahn von der der Normaltiere völlig abweichend und ein Beweis dafür, daß den Antennen bei der Orientierung auf Temperaturreize eine große Bedeutung zukommen muß. In den Abb. 10a und 10b sind zwei typische Vergleichsbilder für das Verhalten von normalen und antennenlosen Läusen gegeben. Die Temperaturverhältnisse in der Orgel waren bei allen Versuchen, die ich zur Ermittelung der Laufbahn von Läusen anstellte, die gleichen wie bei allen Versuchen mit der Temperaturorgel, die vorher

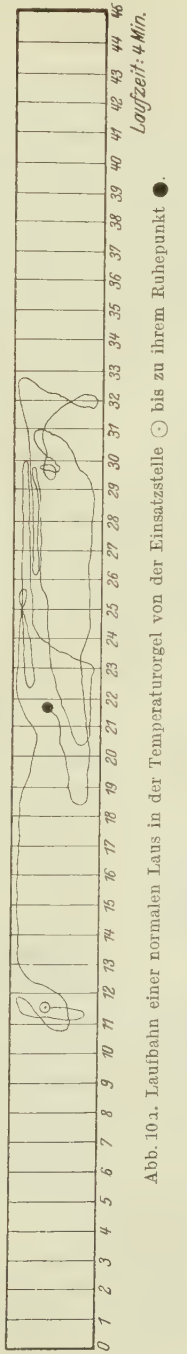


Abb. 10a. Laufbahn einer normalen Laus in der Temperaturorgel von der Einsatzstelle ⊙ bis zu ihrem Ruhepunkt ●.

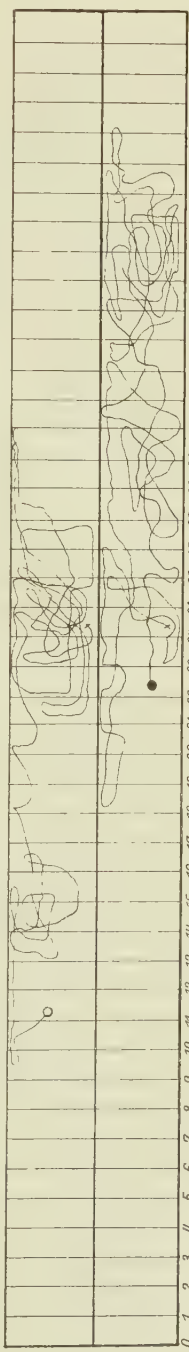


Abb. 10b. Laufbahn einer Laus ohne Antennen in der Temperaturorgel von der Einsatzstelle ⊙ bis zu ihrem Ruhepunkt ●. Phase 1 = a, Phase 2 = b.
× Übergangspunkt der Laufbahn.

erwähnt sind. Auch hier wurden die Läuse zwischen den Teilstrichen 11 und 12 eingesetzt und ihre Laufbahnen bis zu ihrem Ruhepunkt aufgezeichnet. Das Normaltier schlug durchweg nach dem Einsetzen in die Orgel eine oder mehrere Orientierungsschleifen und lief dann in gerader Richtung der Wärmequelle zu, bis es in eine Zone kam, deren Temperatur, gemessen an der Oberflächentemperatur der Schweinehaut, reichlich hoch war. Dann wendete es um und suchte wieder in gerader Richtung Zonen geringerer Temperatur, um dann wieder der Wärmequelle zuzustreben und so fort eine Zeitlang, bis schließlich der Ort seiner Wahltemperatur erreicht war, an dem es zur Ruhe kam. Es dauerte eine gewisse Zeit, im vorliegenden Falle 4 Minuten, oft länger, manchmal bis zu 15 Minuten, ehe die Läuse am Ort günstiger Temperatur in Akinese verfielen. Ganz anders war die Laufbahn der antennenlosen Laus. Ihr Weg war irre und ungerichtet. Sie hielt sich länger in Zonen sehr hoher Temperatur auf, und auf ihrem Wege bis zur endgültigen Ruhelage machte sie durchaus den Eindruck, als hätte sie die Orientierung verloren und nur zufällig ihre Wahltemperaturstelle gefunden. Die Laufbahn einer antennenlosen Laus in Abb. 10b ist in zwei Phasen dargestellt, um die Übersichtlichkeit des Bildes zu erhöhen. Man muß sich die beiden Lauflinien *a* und *b* an den Kreuzen (×) zusammenhängend und auf einem Temperaturorgelboden verlaufend denken. Den Antennen kommt nach diesen Versuchen Bedeutung für die Aufnahme strahlender Wärme zu. Eine Orientierung der Laus zur Glasstabwärme und zur strahlenden Wärme des Bunsenbrenners der Orgel ist nach ihrer Wegnahme nicht aufgehoben, aber erschwert. Eine Häufung temperaturempfindlicher Zellen in den Antennen ist möglich und sogar wahrscheinlich, die infolge der Beweglichkeit der Antennen für die Aufnahme strahlender Wärme und die Orientierung der Laus von Wichtigkeit ist.

Demgegenüber scheint das Abdomen die Temperatur der Unterlage bei direkter Berührung zu perzipieren. Setzte ich die Laus auf eine Unterlage, deren Temperatur ihrer Wahltemperatur entsprach, so hob sie das Abdomen des öfteren empor, blieb ruhig sitzen und verfiel in Akinese. Das Heben des Abdomens war also nicht eine Reaktion auf zu hohe Temperatur, sondern eine Reflexbewegung auf normale Lebenstemperatur. Auch in der Orgel bewegten fast alle Tiere, ehe sie zur Ruhe kamen, ihr Abdomen ein oder mehrmals auf diese Art, sobald sie eine Stelle günstiger Temperatur gefunden hatten. Die Bewegung konnte fast als sichere Voranzeige eintretender Akinese aufgefaßt werden. Dasselbe Heben des Abdomens war auch oft vor dem Saugakt zu erkennen. Wie bei dem typischen Verfallen in die Akinese, das ich bereits früher beschrieben habe, war auch hier oft ein „Aufderstelletreten" der Füße und ein einmaliges oder häufigeres Heben des Abdomens zu bemerken. Sicher kommt dem Abdomen, das mit seiner ganzen Breite der Unterlage auf-

liegt, die Hauptaufgabe zu, Temperaturreize dieser Unterlage zu perzipieren.

Organe des Temperatursinnes sind über den gesamten Körper der Schweinelaus verteilt. Bei der Orientierung auf strahlende Wärme sind die Antennen und vielleicht die Mundborsten wichtig. Das Abdomen nimmt besonders Temperaturreize bei direkter Berührung auf, reagiert durch Heben auf Wärmezustand.

d) Die Temperaturen in der natürlichen Umwelt der Schweinelaus.

Die Temperaturen, die im Leben der Laus entweder auf dem Schwein oder außerhalb des Schweines vorkommen, müssen kurz betrachtet werden, um daraus die Ergebnisse aller Temperaturversuche verstehen und erklären zu können. Unsere Schweine leben bei Temperaturen, die zwischen $+35^0$ C und -20^0 C schwanken. Die durchschnittliche Jahrestemperatur, je nach Gegend verschieden, beträgt beispielsweise für Halle ungefähr $+8$ bis $+9^0$ C. Das im Stall lebende Schwein ist natürlich den tiefen Temperaturen, die im Freien vorkommen, nicht ausgesetzt; doch ist auch hier kaum eine Temperatur über 35^0 C und leicht eine solche unter $+10^0$ C möglich. Temperaturen von $+35^0$ C bis -20^0 C sind auf jeden Fall im Leben der Schweinelaus denkbar. Auf dem Schwein selbst, also dem eigentlichen Wohnort der Schweinelaus, herrscht eine Hautoberflächentemperatur, welche an den verschiedenen Stellen der Haut von $+25^0$ C bis $+35^0$ C schwankt. Ich habe mit Thermoelement und Galvanometer bei zwei Schweinen an vielen Körperstellen, bei weiteren zehn Schweinen am hinteren Teile des Rückens die Oberflächentemperatur bestimmt. Aus den verschiedenen Messungen an den beiden Schweinen ging hervor, daß die Temperatur der hinteren Rückenpartie eine mittlere Temperatur aller Oberflächentemperaturen der Schweinehaut darstellte. Der arithmetische Mittelwert der zehn Temperaturen beträgt 27,94. In den folgenden zwei Tabellen sind die Ergebnisse der Messungen

Tabelle 5.

	Rücken	Beine	Flanke	Schwanz	Basis des Ohres
Schwein I	27,3	26,5	26,8	27,0	35,3
Schwein II	28,0	30,5	32,5	27,8	30,0

Tabelle 6.

Schwein Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Temperatur des Rückens	29,9	27,7	27,5	25,5	27,5	28,4	28,2	29,0	28,4	27,3

zusammengestellt. Die Messungen sind bei einer Außentemperatur von ungefähr 20^0 C ausgeführt.

Es ergeben sich also als Oberflächentemperaturen der Schweinehaut

Temperaturen von 25—35° C, bei einem Mittelwert der gefundenen Oberflächentemperaturen von 27,94° C, als Außentemperaturen Grade von 35° C bis —20° C, die ja bei Stallhaltung oder Weidegang der Schweine in Frage kommen, bei einer mittleren Jahrestemperatur unserer Gegend von +8 bis +9° C.

II. Der Geruchssinn.

Bei meinen Versuchen über den chemischen Sinn der Schweinelaus lautete meine Arbeitshypothese: „Die Schweinelaus besitzt Organe, die spezifisch für den Schweinegeruch und für die Auswahl des Schweineblutes als Nahrungsmittel eingerichtet sind, und diese Organe müssen in den Antennen oder am Kopfe lokalisiert sein."

1. Reaktion der Schweinelaus auf ätherische Öle.

Einige Versuche über den *Geruchssinn* der Schweinelaus waren auf der Akinese aufgebaut. Es sollte versucht werden, die in Akinese befindliche Laus durch Riechstoffe aus ihrem Zustand zu erwecken, und dadurch sollte das vorhandene Geruchsvermögen nachgewiesen werden. Die Laus wurde auf den Deckel einer Pappschachtel gesetzt, durch welchen Löcher in bestimmter Anordnung gebohrt waren. Die eine Seite der Schachtel fehlte, und so konnte man bequem und ohne Erschütterung unter den Schachteldeckel einen Behälter mit Riechstoffen schieben. Die Riechstoffe strömten durch die Löcher an der Laus vorbei und wirkten auf sie. Nach gleichem Prinzip war eine weitere Apparatur zur Bestimmung des Geruchssinnes hergestellt. Hier bildete den Riechstoffbehälter ein Glasgefäß. Ihm lag ein Deckel aus Pappe auf und die Verbindungsstellen zwischen beiden waren abgedichtet. Die Öffnungen in der Pappdecke für die durchströmenden Riechstoffe aus dem Inneren des Glasgefäßes waren durch Schiebeklappen verschließbar. Als Riechstoffe dienten bei beiden Versuchen Cedernöl und Nelkenöl. Es konnte möglich sein, daß bei diesen beiden Stoffen, die in der Biologie der Laus nicht vorkommen, eine Reaktion ausblieb, daß also die Laus zwar mit ihren Geruchsorganen die Riechstoffe vielleicht aufnahm, aber weder positiv noch negativ in ihrem Verhalten reagierte. Tatsächlich bedurfte es auch einer längeren Zeit, ehe die Wirkung der Geruchsstoffe die Akinese aufhob. Nach 10 Minuten Akinese ließ ich die ätherischen Öle wirken, und es traten allgemein nach 15 Minuten bei Nelkenöl und nach 20—25 Minuten bei Cedernöl Reaktionen ein. Gleichzeitig saßen stets neben den Läusen, welche von den Riechstoffen betroffen und beeinflußt werden konnten, zur Kontrolle an anderen Stellen der Pappdecken Läuse in Akinese, an denen keine Riechstoffe vorbeiströmten. Dadurch war die Gewähr gegeben, daß nicht etwa Erschütterungen oder andere Reize als Geruchsreize die Akinese aufhoben, sonst hätten diese Läuse ebenfalls aus der Akinese aufgeweckt werden müssen. Die Art der Reaktionen bestätigte

einwandfrei die Annahme, daß Geruchssinn vorhanden sei. Das Verhalten der Läuse war stets typisch und stets im wesentlichen übereinstimmend. Man konnte beobachten, wie die Laus plötzlich erwachte und anscheinend die Mundborsten durch ein Vorwärtsstülpen des Haustellums bewegte. Oft folgte dann unmittelbar ein Heben des Abdomens, und dann setzte ein lebhaftes Spielen der Fühler ein. Das Spiel der Fühler war stets gleichartig abhängig von der Lage der Reizquelle. Lag die Reizquelle, das Loch, aus welchem die Riechstoffe strömten, auf der linken Seite des Lausekopfes, so schlug der linke Fühler gleichweit nach der linken und rechten Seite einer Geraden, die man sich vom Mittelpunkt der Reizquelle nach dem Ansatzpunkt der Fühler gezogen denken konnte. Der rechte Fühler suchte sich dieser Geraden, soweit es seine Ausschlagmöglichkeit zuließ, zu nähern, während sein Ausschlag nach rechts verschwindend gering war. Lag die Reizquelle an anderer Stelle, so änderte sich der Ausschlag der Fühler entsprechend. Immer strebten die Fühlerspitzen möglichst der Reizquelle zu. Saßen die Läuse genau auf einem Riechloch, so krochen sie nach dem Erwachen aus der Akinese weiter, traten auch oft vorher mit den Füßen auf der Stelle. Sie flohen durchweg den Nelkenöl und Cedernölgeruch. Dem entsprach völlig ihr Verhalten bei weiteren Versuchen, die sehr einfach angelegt waren und die Geruchswirkung ätherischer Öle auf Schweineläuse bestätigten. Die Läuse wurden auf Fließpapier aufgesetzt, das auf dem Laboratoriumstisch lag, der von der einen Seite durch Fenster diffuses Tageslicht empfing. Sie liefen, wenn sie frisch vom Schwein entnommen waren, auf dem Papier meist von dem einfallenden Lichte ab, und ihre Laufbahn, die in Abb. 11 typisch gekennzeichnet ist, war zweifellos nur durch den Lichtreiz beeinflußt. Zog ich nun eine Geruchsschranke ungefähr in der Mitte des Papiers durch Aufgießen von Nelkenöl, so änderte sich die Bahn sofort und man konnte bemerken, wie das Laufen der Läuse nicht allein durch

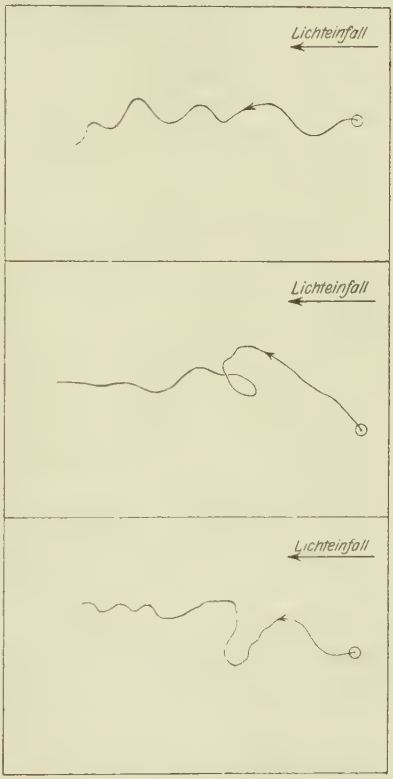


Abb. 11. Teile der Laufbahnen von 3 Schweineläusen bei einseitig einfallendem diffusen Tageslicht. ⊙ Ausgangspunkt der Laufbahnen.

den Lichtreiz, sondern auch durch den Geruchsreiz bestimmt war. Die Laus (Abb. 12) perzipierte kurz vor der Ölschranke den Geruch, der vom Öl ausging und bog nach der einen oder anderen Seite ab. Bei allen Versuchen, die ich auf diese Art unternommen habe, entstand das gleiche Bild. Das Verhalten der Läuse war dabei völlig mit dem Verhalten in den vorhergehenden Versuchen übereinstimmend. Auch hier konnte man aus dem Ausschlag der Fühler auf die Wirkung der Geruchsstoffe schließen. Beide Fühler schlugen der Geruchsschranke zu, und bei einem parallelen Laufen zur Schranke war deutlich der stärkere Ausschlag des der

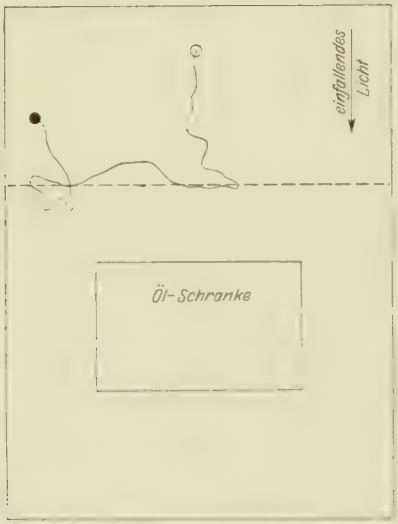


Abb. 12. Laufbahn einer Schweinelaus bei einseitig einfallendem diffusen Tageslicht und auf dem Lauffeld liegender Ölschranke. ○ Ausgangspunkt, ● Akinese der Laufbahn außerhalb der Schranke.

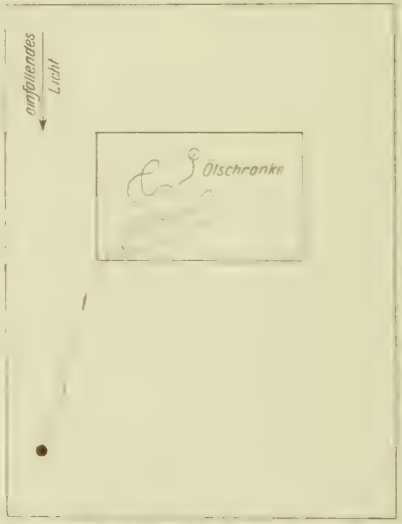


Abb. 13. Laufbahn einer Schweinelaus bei einseitig einfallendem diffusen Tageslicht und einer Ölschranke auf dem Lauffeld. Ausgangspunkt ○ auf der Ölschranke, ● Akinese.

Schranke zugewandten Fühlers zu erkennen. Setzte man die Laus auf das Öl, so wurden ihre Bewegungen hastig, ihre Fühler schlugen lebhaft nach beiden Seiten. Ihre Orientierung war durch den von allen Seiten zuströmenden Geruchsstoff behindert, ihre Laufbahn daher wirr und ungerichtet (Abb. 13), bis sie durch Zufall die Ölschranke verließ. Sofort lief sie in Reaktion vom Lichte weg nach einer Seite. Die beschriebenen Versuche beweisen das Vorhandensein des Geruchssinnes, der auf Entfernung Riechstoffe wahrzunehmen vermag. Viele Autoren, die über Kleiderläuse gearbeitet haben, bezweifeln eine Beeinflussung der Läuse durch Riechstoffe, wie ich sie hier angewendet habe. Die Anordnung der angeführten Versuche ist dann allerdings auch so, daß man keine brauchbaren Resultate erwarten kann. Strich man Öl auf den Arm und setzte eine hungrige Laus auf die Stelle des Armes, welche mit Öl bestrichen

war, so kam das Tier trotzdem oft zum Einstich. Dies spricht dafür, daß andere stärkere Reize auf die Laus einwirken — Wärme, Geruch und Bildung des Armes als Wohnort — und eine Reaktion auf den angewendeten Riechstoff entweder verdecken oder ausschließen. Trotzdem kann man nicht daraufhin auf mangelnden Geruchssinn schließen. Die Schweinelaus läßt sich auf dem Schwein ebenfalls nicht abhalten, Schranken, die man dort durch Auftragen von irgendwelchen Geruchsstoffen zieht, zu überschreiten. Sie kriecht sogar durch Holzteer, wenn man eine Stelle der Schweinehaut rasiert und mit Holzteer umrändert, da sie auf der glatten Hautstelle für ihre Füße keinen Halt mehr beim Einstich findet. Sie reagiert jedoch auf Holzteer-Holzessig im Laboratorium. Eine Reaktion auf ein Holzteer-Holzessiggemisch, ein Fliehen vor dem Gemisch, hat Albrecht Hase (65, S. 58) für Kleiderläuse als Beweis für Geruchssinn angeführt.

2. Reaktion der Schweinelaus auf den Geruch des menschlichen Fingers.

Besser angebracht als diese Versuche, die sich in der Anwendung ihrer Versuchsmittel zu sehr von den tatsächlich vorhandenen biologischen Verhältnissen im Leben der Schweinelaus entfernen, sind Versuche mit dem menschlichen Finger oder mit dem Schweine selbst. Albrecht Hase hat auch hierüber mit Kleiderläusen experimentiert und festgestellt, „daß die Laus dem Finger wie ein Hund an der Leine nachläuft" (65, S. 59). Daraus hat er hauptsächlich den Geruchssinn der Läuse beweisen wollen. Es war vorauszusehen, daß sich die Schweinelaus ähnlich verhalten würde; doch war es immerhin nötig, genau die wirkenden Reize bei dem Fingerversuch zu erkennen und zu bestimmen. Drei Reize konnten gleichzeitig in Kraft treten, die Wärme, die Masse als optischer Reiz und der Geruch des Fingers. Es mußte gefragt werden, welche von den drei Reizen wirken, und es mußte bei einer vorhandenen Wirkung von Masse und Wärme die Wirkung dieser beiden Faktoren zum Nachweis des Geruchssinnes ausgeschlossen werden. Es machte sich eine Massenwirkung des Fingers auf die Laus geltend. Brachte man einen Stab irgendwelchen Stoffes, etwa aus Glas oder Holz oder Metall, in ihre Nähe, in die Nähe einer Laus, die in irgendeiner Richtung krabbelte, so konnte man sie auf ihrer Bahn etwas ablenken, wenn sie auch nicht dauernd dem Stabe nachlief. Überpinselte man den Kopf der Laus mit Fixativ, so fiel die Wirkung weg, der Stab konnte die Laus nicht mehr in ihrer Bahn beeinflussen. Erwärmte man den Stab, so erfolgte sofort die Reaktion auf Wärme. Die Laus suchte den Stab sehr lebhaft. Es waren also die Augen als Organe des Lichtsinnes und die Organe des Wärmesinnes bestimmt bei der Reizaufnahme im Fingerversuch beteiligt. Beide mußten ausgeschaltet werden. Erfolgte nach ihrer Ausschaltung noch eine Reaktion, so konnte man mit Sicherheit auf Geruchssinn schließen.

Das Ausschalten der Augen wurde einfach durch Überpinseln mit Fixativ erzielt. Die Wärmewirkung des Fingers wurde verdeckt, indem der ganze Versuch auf einer fingerwarmen Platte vorgenommen wurde. Brachte man auf der erwärmten Platte einen erwärmten Glasstab in die Nähe der Laus, so erfolgte absolut keine Reaktion. Näherte man ihr jedoch den Finger, so lief sie ihm immer noch nach; also konnte man auf Geruchssinn schließen. Einem Stück kalter Schweinehaut folgte sie dagegen nicht. Folglich konnte man annehmen, daß eine starke Geruchswirkung nur von dem lebendwarmen Finger oder Schwein, jedoch nicht von einem Stück erkalteten Fleisches auf die Laus ausging. Beide Reize, Wärme und Geruch, treten ja im Leben der Laus gleichzeitig auf, so daß das Tier besonders schnell beim Zusammentreffen beider Reize reagieren mag. Dagegen ist die Geruchswirkung der kalten Schweinehaut insofern abgeändert, als durch den Tod des Schweines bestimmte Zersetzungen eintreten, Änderungen des spezifischen Schweinegeruches, auf den die Geruchsorgane der Schweinelaus abgestimmt sind.

Die Reaktionen der Schweinelaus auf Riechstoffe, besonders auf den Geruch des Fingers der menschlichen Hand konnten keine vollbefriedigende Antwort auf die Frage nach dem Geruchssinn der Schweinelaus geben. Dazu mußte das Schwein selbst zum Versuch herangezogen werden. Die Geruchsverhältnisse mußten völlig denen im Leben der Schweinelaus entsprechen.

3. Reaktion der Schweinelaus auf Blut- und Hautgeruch.

Die Reaktion der Geruchsorgane der Schweinelaus auf Riechstoffe, die in ihrem Leben vorkommen, konnte oder mußte voraussichtlich schneller, stärker, vielleicht auch andersartig eintreten als die Reaktion auf die Stoffe, mit denen die vorhergehenden Versuche angestellt wurden. Es mußten Blut- und Hautgeruch als Versuchsmittel benutzt werden, und es ergaben sich neue Fragen. Wie verhält sich die Laus zu Blut, ihrem eigentlichen Nahrungsmittel? Ist ihr Witterungsvermögen auf spezifische Geruchsstoffe des Blutes eingestellt? Vermag sie Blut aller Tiere zu wittern oder nur Schweineblut? Tritt eine Geruchsreaktion nur bei gleichzeitiger Wärmewirkung ein? Muß das Blut im Körper des Wirtstieres strömen, um die Laus anzulocken, oder übt es auch in kaltem Zustand einen Geruchsreiz auf den Parasiten aus? Welche Wirkung hat der Hautgeruch? Ist seine Wirkung von bestimmten Verhältnissen abhängig? Ich ließ Läuse in Akinese verfallen, und nach längerer Dauer der Akinese brachte ich einen Tropfen kalten Kaninchenblutes in ihre Nähe. Die Entfernung des Mittelpunktes des Blutstropfens von dem Kopf der Läuse betrug 3 cm. Nach ungefähr 10 Minuten dauernder Einwirkung des Tropfens begann die Laus den vordersten rechten Fuß zu bewegen und den Boden in kurzen Zwischenräumen zu schlagen; dann

ging ab und zu eine ruckartige Bewegung durch ihren Körper, die anderen Füße schlugen ebenfalls in unregelmäßiger Reihenfolge den Boden, die Antennen bewegten sich plötzlich dem Blutstropfen zu und schlugen dann wieder zurück. Es schien so, als ob die Reizwirkung des Kaninchenblutes in seiner kalten Form zu schwach sei, die Akinese zu überwinden. Ließ man jedoch lange genug den ganzen Zustand bestehen, so lief die Laus schließlich doch dem Blutstropfen zu und blieb darauf sitzen. Die Meinung der Autoren, die über den Geruchssinn der Kleiderläuse gearbeitet haben, „die Kleiderlaus reagiere nicht auf Blut und ließe sich dadurch keineswegs beeinflussen", kann ich für die Schweinelaus nicht bestätigen. Die erregte Laus, die lebhaft umherläuft, ist in ihrem Verhalten von so zahlreichen Reizen abhängig, z. B. von Licht und Berührung, die oft sehr stark sind, daß keine Reaktion auf den schwachen Geruchsreiz des kalten Blutes zu bemerken ist. Auch aus vielen Versuchen, die mit Kleiderläusen angestrengt sind, kann man nicht den sicheren Schluß ziehen, kaltes Blut übe auf die Laus keinen Einfluß aus. Oft ist die spezielle Geruchsreaktion eben verdeckt durch Reaktionen auf andere Reize und ist nicht zu erkennen. Die Laus in Akinese, die plötzlich dem zu anderen Reizen hinzutretenden Geruch des kalten Blutes ausgesetzt ist, erwacht, reagiert also deutlich auf Blutgeruch. Intensiver trat die Reaktion ein, wenn man für Blut Blutkuchen nahm. Setzte man weiter die Laus auf Fließpapier, das über zwei gleichgroße rechteckige Gefäße gespannt, und von denen das eine mit Wasser, das andere mit Blut gefüllt war, so konnte man einwandfrei eine Reaktion auf den Blutgeruch nachweisen. Läuse, die auf der Papierfläche aufgesetzt wurden, die über dem Wasser lag, liefen kurze Zeit hin und her, verfielen in Akinese, verließen das Fließpapier oder krochen auf den Teil des Papieres, der über dem Blute lag. Hier wurde ihr Verhalten sofort ein anderes. Sie liefen lebhaft umher, ihre Antennen spielten mit größtem Ausschlag oder schlugen nach abwärts auf das Papier, wobei sie oft zitterten. Die Fläche über dem Blut wurde nicht verlassen. Eine Akinese trat erst nach längerer Zeit ein, und dann war sie so leicht aufzuheben, daß die Läuse oft bei leichter Erschütterung wieder weiterkrabbelten oder die Antennen bewegten. In Abb. 14 und in Abb. 15 kommen zwei typische Laufbahnen über Blut und über Wasser zur Abbildung. Man sieht, wie das Tier in Abb. 14 durch das Blut festgehalten wird und einem dauernden Reiz unterliegt, der es schwer oder gar nicht zur Ruhe kommen läßt, während das Tier in Abb. 15 nur vom Lichte und schwachen Berührungsreizen beeinflußt, rasch zur Ruhe kommt. Auch die zeitlichen Unterschiede bis zum Eintritt der Akinese sind Maßstäbe für die Stärke der wirkenden Reize. Erwärmt man Blut und Wasser, so liefen die Läuse auf beiden Teilen des Fließpapieres gleich lebhaft umher, und man konnte keine Geruchswirkung feststellen; der Wärmereiz verdeckte den Geruchsreiz.

Je mehr die Temperatur sank, desto mehr hielten sich die Tiere auch über dem Blut auf, bis sie schließlich das gleiche Verhalten wie bei den kalten Flüssigkeiten annahmen. Man muß bei einer vorhandenen Geruchswirkung des Blutes den stärkeren Reiz, der in der Wärme liegt, feststellen. Füllte man verschiedene Gefäße unter der Lauffläche mit Blut verschiedener Tiere, so konnte man keine unterschiedliche Anziehungskraft der verschiedenen Blutarten auf Läuse bemerken. Jedenfalls besteht eine Reaktion der Schweinelaus auf Blut in jedem Zustande infolge ihres Geruchssinnes. Untersuchte man den Anteil des *Hautgeruches* bei der Anlockung oder beim Festhalten der Laus auf der Haut, so konnte man ihn wohl in seiner Bedeutung erkennen, aber nur schwierig in seiner Stärke bestimmen. Es gelang, die Laus durch ein Stück kalter Schweinehaut aus der Akinese zu erwecken und die zeitliche Dauer vom Beginn der Wirksamkeit des Hautgeruches bis zum Erwachen der Laus aus der Akinese entsprach ungefähr der Zeit bei dem gleichen Versuch mit Blut. Doch genügte die Stärke der Reizwirkung nicht, die bewegliche Laus anzulocken. Man konnte nicht die umherkrabbelnde Laus durch ein Stück kalter Schweinehaut aus ihrer Bahn ablenken. Andere Reize waren stärker als der Geruchsreiz der Haut. Setzte man die Laus auf die kalte Haut, so blieb sie darauf sitzen und verließ sie nicht mehr bis zu ihrem Tode. Doch kann man hieraus nicht auf Hautgeruchsreiz allein schließen, da auch der Berührungsreiz als bedingender Faktor ein Sitzenbleiben der Laus auf der Haut herbeiführen kann.

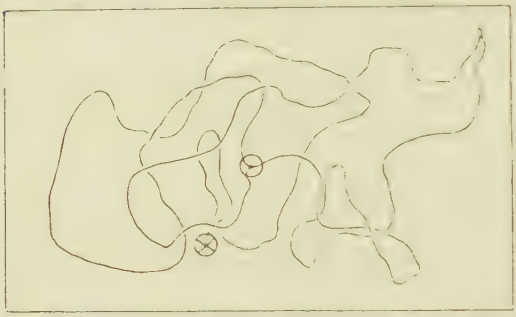


Abb. 14. Laufbahn einer Schweinelaus auf einem mit Fließpapier überzogenen und mit Blut gefüllten Gefäß. · Aufsatzstelle, ⊕ Ruhepunkt. Zeit: 14 Minuten.

Abb. 15. Laufbahn einer Schweinelaus auf einem mit Fließpapier überzogenen und mit Wasser gefüllten Gefäß. · Aufsatzstelle, ⊕ Ruhepunkt. Zeit: 3½ Minuten.

4. Reaktionen der Schweinelaus auf den Geruch des lebenden Schweines.

a) Art der Reaktion.

Am stärksten ist die Geruchsreaktion der Schweinelaus, wenn das Schwein als lebendes Tier in den Versuch einbezogen wird. Brachte ich die Laus in die Nähe eines Schweines, das auf dem Laboratoriumstisch

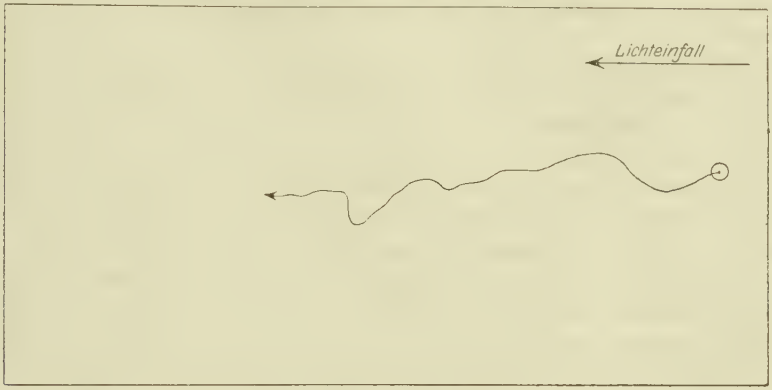


Abb. 16. Laufbahn einer Schweinelaus unter dem Einfluß des einseitig einfallenden Tageslichtes. ⊙ Aufsatzstelle.

gefesselt lag, so strebte sie ihrem Wirtstier aus einiger Entfernung zu. Man mußte natürlich bei diesem Versuch das Licht ausschalten, oder besser gesagt, ehe man das Schwein auf den Tisch legte, die Lichtwirkung

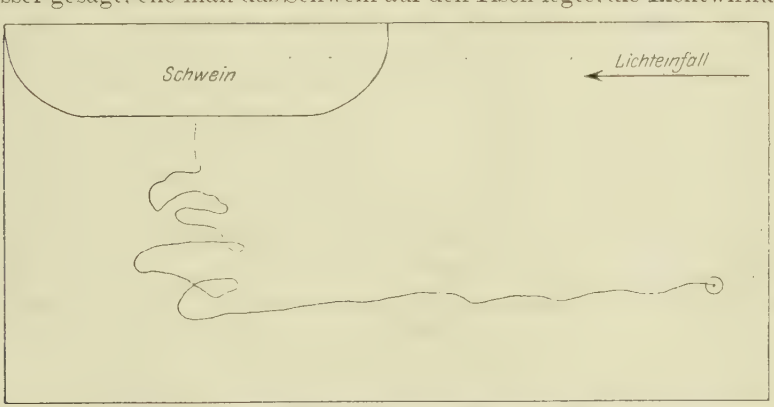


Abb. 17. Laufbahn einer Schweinelaus bei einseitigem Lichteinfall und dem Schwein als Geruchsquelle. $^1/_{10}$ der natürlichen Verhältnisse. ⊙ Aufsatzstelle. 1 cm = 10 cm.

auf die Laus bestimmen. In Abb. 16 und 17 sind zwei typische Laufbahnen gegeben, in Abb. 16 die Laufbahn einer Laus, die nur unter dem Einfluß des Lichtes und anderer Reize ohne die Reizwirkung, die vom Schweinekörper ausging, stand und in Abb. 17 die Laufbahn einer Laus, die dem Schweinekörper auf Grund ihres Geruchssinnes und auf Grund

anderer Sinne in Reaktion auf die vom Schweinekörper ausgehenden Reize zustrebte. Die anderen Reize, die in Betracht kamen, waren Wärme und Licht. Die Lichtwirkung ließ sich bestimmen und die Wärmewirkung durch Erzeugung einer zweiten Wärmequelle in gleicher Entfernung von der Laus wie das Schwein als Wärmequelle für den Versuch unwirksam machen. Bei meinem Versuch wurde als zweite Wärmequelle ein Ofen benutzt, der erhebliche Wärme ausstrahlte, sicher mehr Wärme als der Körper des Schweines. Trotzdem sah man die Schweinelaus dem Schwein zulaufen. Die Schweinelaus besitzt also Geruchssinn, der ihr das Vorhandensein einer Nahrungsquelle vermittelt. Wäre ihr Wärmesinn allein der Leiter bei ihrer Nahrungssuche, so hätte sie dem Ofen zulaufen müssen. Es ließ sich der prinzipiell gleiche Versuch auch mit dem erwärmten Glasstab und dem Finger ausführen. Auch hier lief die Laus dem Finger zu, auch wenn der Glasstab intensivere Wärmestrahlung hervorbrachte. Legte man, um zu erfahren, ob die Schweinelaus auch dem Hautgeruch aller warmblütigen Tiere zulaufe, oder ob sie den Geruch des Schweines bevorzuge, beispielsweise einen Hund in ihre Nähe, so strebte sie auch diesem zu, bevorzugte jedoch bei Anbieten von Hund und Schwein das letztere. Man kann ihr also Geruchsvermögen auf Riechstoffe mancherlei Art zusprechen. Eine ausreichend starke Reaktion tritt nur auf typischen Geruch des lebenden Schweines ein.

b) Reichweite des Geruchssinnes der Schweinelaus.

Die Wirkung dieses Geruches auf die Laus erstreckt sich auf eine gewisse Entfernung. Von zehn Läusen, die ich in einem Abstand von 30 cm vom Schwein hinsetzte, strebten sechs dem Schweine zu und erreichten es, vier verfielen nach kurzem lichtabwendigen Lauf parallel zu dem Schweine in Akinese. Man mußte dabei den Läusen Zeit lassen. Sie brauchten eine längere Spanne, um das Schwein zu finden, und schlugen häufig Kreise und Orientierungsschleifen, die durch Licht und andere Reize hervorgerufen waren. Ihre Laufbahn endigte jedoch bei dem Wirtstier. Bei einer Entfernung von 10—15 cm reagieren alle Schweineläuse auf das Schwein und von 5 cm Entfernung an läuft ihre Bahn stets geradlinig dem Schweine zu. Bei größeren Entfernungen ist eine Reaktion unbestimmt, über 30 cm nicht mehr zu erwarten.

c) Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Schweinelaus.

Es ist möglich, daß dem Geruchssinn neben der Bedeutung, das Wirtstier zu finden, die Aufgabe zukommt, innerhalb einer Herde gewisse Tiere auszuwählen. Wenigstens üben anscheinend gewisse Schweine auf die Läuse besondere Anziehungskraft aus. Hier deckt sich meine Erfahrung mit den Ergebnissen der Geruchsversuche bei Kleiderläusen von Frickhinger (49, S. 1254), der eine unterschiedliche Anziehung durch ver-

schiedenen menschlichen Schweiß bei Kleiderläusen bemerken konnte. Es gibt Schweine, die mitten in einer befallenen Herde ohne Läuse leben, während wieder andere außerordentlich stark befallen sind. Sicherlich trifft der Geruchssinn der Schweineläuse hier die Auswahl. Vielleicht kommt auch der Körpertemperatur eine gewisse Bedeutung dabei zu; doch ist dies weniger anzunehmen.

5. Organe des Geruchssinnes der Schweinelaus.

Die Organe, welche Geruchsreize perzipieren, ließen sich durch Versuche erkennen. Zunächst schien es, als ob die feinen Mundborsten, welche die Laus besitzt und die sie beim Ausstülpen des Haustellums mit bewegt, Träger der Geruchsperzeption wären. Dann konnte das bei Geruchsreizen so häufig oder fast immer auftretende Bewegen der Füße den Anschein erwecken, als ob den feinen Haaren an den Füßen Geruchsperzeption zukäme. Alle diese Annahmen ließen sich durch Versuche entkräften, die bewiesen, daß der Geruchssinn der Laus in den Antennen sitzen muß. Nahm ich bei dem Laboratoriumsversuch, in dem Nelkenöl oder Blutkuchen auf die Schweinelaus in Akinese einwirkte, der Laus vor dem Verfall in die Akinese die Antennen, so trat kein Erwachen aus der Akinese ein. Ließ ich weiter Läuse ohne Antennen in der Nähe vom Schweine laufen, so ergab sich eine Anziehung durch das Schwein erst in der Wärmezone und bei dem Versuch mit Wärmequelle und dem Schwein als Wärme- und Geruchsquelle lief die Laus der Wärmequelle zu. Die äußere Gestalt der Antennen ließ auf ein nicht hoch ausgebildetes Geruchsvermögen schließen, wenn man annimmt (Frisch, 50), daß die Größe der Antennen bereits als Maßstab ihrer Aufnahmefähigkeit für Geruchsreize gelten kann. Doch ist die gefundene Aufnahmefähigkeit für die Laus als Parasit, dessen Lebensweise und Bau für ein dauerndes Leben auf einem Tier und zähes Festhalten an diesem Tier spricht, recht groß.

III. Der Lichtsinn der Schweinelaus.

Die Reaktionen der Schweinelaus, die durch Lichtreiz hervorgerufen werden, lassen sich in zwei Gruppen einteilen, in Reaktionen, die unabhängig von der Richtung des wirkenden Lichtes zustande kommen, und in solche, die als „zur Lichtquelle gerichtete Bewegungen" (Buddenbrock, 10, S. 11 Abs. 3) erscheinen. Betrachtet man Schweineläuse gleichzeitig bei verschiedener Lichtintensität oder durchgehend bei wechselnder Lichtintensität, so bemerkt man deutlich eine *photokinetische Reaktion.*

1. Reaktionen der Schweinelaus auf ungerichtetes Licht.

a) Photokinetische Reaktion bei verschiedener Lichtintensität.

Zunächst ließ ich Läuse unter sonst gleichen Bedingungen bei verschiedener Belichtung zur Ruhe kommen. Es zeigte sich, daß eine Zu-

nahme der Belichtungsintensität eine Abnahme der Zeitdauer bis zum Eintritt der Akinese nach sich zog. Bei annähernder Dunkelheit war der Zustand der Ruhe außerdem anfänglich leicht aufzuheben und es dauerte längere Zeit, bis man ihn als Akinese bezeichnen konnte, bis die Laus die typische Haltung der Akinese einnahm, wie sie in Abb. 4 wiedergegeben ist. Bei Tageslicht trat sie dagegen stets schnell und unvermittelt ein. Vergleicht man in Tabelle 7 die Zeiten, welche die Tiere von drei verschiedenen Belichtungsgruppen bis zur Akinese nötig hatten, so findet

Tabelle 7. Zeitdauer bis zum Eintritt der Akinese bei:

Lfd. Nr.	I. Diffusem Tageslicht in Minuten	II. Abgeblend. Tageslicht in Minuten	III. Rotem elektr. Licht in Minuten
1	2,10	7,10	6,00
2	4,30	5,10	5,20
3	2,10	6,30	8,00
4	2,40	6,40	7,30
5	2,50	8,30	10,10
6	3,40	4,50	15,15
7	1,30	7,30	17,00
8	4,10	3,20	16,20
9	2,20	4,10	12,10
10	2,50	2,40	8,30
11	2,20	7,00	7,20
12	3,10	9,20	8,40
13	4,30	8,30	10,20
14	2,50	6,40	6,30
15	2,20	7,10	8,20
16	5,10	5,40	9,40
17	1,20	6,20	16,15
18	2,45	10,10	17,20
19	2,30	4,30	25,10
20	3,30	7,20	24,10
	Abgerundetes Mittel der einzelnen Gruppen:		
	2,95	6,45	12,00

man die kürzesten Zeiten bei den Tieren der stärksten Belichtungsgruppe, also der Gruppe I und die längsten Zeiten bei den Tieren der schwächsten Belichtungsgruppe, also der Gruppe III. Die stärkste Belichtung wurde bei Gruppe I mit diffusem Tageslicht erreicht. Es folgt die Gruppe II mit abgeblendetem Tageslicht und zuletzt die Gruppe III mit nur rotem elektrischen Licht in der Dunkelkammer. Eine gleiche Verfassung der Läuse war dadurch gewährleistet, daß sie einmal gleichzeitig dem Schweine entnommen und dann zu Beginn des Versuches eine halbe Minute auf die Hand gesetzt worden waren, um ihre Beweglichkeit gleichmäßig zu gestalten. Die durchschnittliche Zeit bis zum Eintritt der Aki-

nese der Läuse betrug bei Gruppe I 2,95, bei Gruppe II 6,45 und bei Gruppe III 12,0 Minuten. Mit steigender Lichtintensität verkürzte sich also die Zeit der Beweglichkeit bis zum Eintritt der Akinese. Bei hoher Belichtung trat die Akinese schnell und bei schwacher Belichtung trat sie langsam ein.

b) Photokinetische Reaktion bei Wechsel von Licht und Schatten.

Ließ man abwechselnd Licht und Schatten auf Läuse einwirken, so ergab sich in Übereinstimmung mit den bereits genannten Ergebnissen, daß Licht Ruhe und Dunkelheit Bewegung erzeugte. Der Gang der Versuche war folgender: Läuse kamen bei diffusem Tageslicht zur Ruhe und blieben im Zustande der Akinese ungestört eine Zeitlang sitzen, damit kein durch andere Reize bedingtes zu frühes Erwachen die Versuchsergebnisse verdecken oder fälschen konnte. Dann wurde das Licht abgeblendet und sofort erwachten die Läuse. Sie blieben längere Zeit im Dunkeln in Beweglichkeit, bis wieder einsetzende Lichtwirkung innerhalb 20 Sekunden bis 2 Minuten die Akinese herbeiführte. Verfielen die Läuse dagegen bei Dunkelheit in Akinese und man belichtete sie nun plötzlich, so trat keine Änderung in ihrem Verhalten ein. Sie blieben ruhig wie vorher in Akinese sitzen. Ich habe mit 50 Läusen diesen Versuch des öfteren durchgeführt und stets das gleiche Ergebnis erzielt. Die folgenden beiden Reihen geben zwei Beispiele für die angeführte Behauptung: „Licht schafft Ruhe, Dunkelheit Bewegung."

Reihe I (eine Laus): 3 Uhr 27 Licht: 3 Uhr 30 Eintritt der Akinese, 3 Uhr 35 Dunkelheit: Erwachen innerhalb 10 Sekunden, bis 3 Uhr 45 Dunkelheit: keine Ruhe, 3 Uhr 45 Licht: Ruhe innerhalb 20 Sekunden, nur die Antennen pendeln noch etwas länger hin und her, 3 Uhr 46 völlige Akinese, 3 Uhr 51 Dunkelheit: Erwachen sofort, 3 Uhr 58 Akinese, 4 Uhr 03 Licht: Andauernde Akinese.

Reihe II (10 Läuse): Die Läuse haben 24 Stunden gehungert und sitzen auf Fließpapier bei Licht in Akinese. Licht: Akinese, Dunkelheit: innerhalb 20 Sekunden sind alle Tiere erwacht, Licht: Akinese in 20 Sekunden, Dunkelheit: in 40 Sekunden alle wach, Licht: in 60 Sekunden alle in Akinese, Dunkelheit: in 30 Sekunden 6 Läuse wach, Licht: in 70 Sekunden alle in Akinese, Dunkelheit: in 20 Sekunden alle wach, nach 10 Minuten dauernder Dunkelheit: alle in Akinese, Licht: keine Veränderung, Anhalten der Akinese.

c) Bedeutung der photokinetischen Reaktionen im Leben der Schweinelaus.

Die Bedeutung der gefundenen Tatsachen im Leben der Laus kann folgende sein: Auf dem Schwein herrscht infolge der Beborstung der Schweinehaut und infolge des Aufenthaltes des Schweines im Stall oder im Schatten entweder abgeblendetes Tageslicht oder Dunkelheit. Beides bevorzugt daher die Laus und kriecht lebhaft dabei umher. Wird sie von ihrem Wirtstier entfernt, so kommt sie in eine hellere Umgebung. Es tritt die Akinese ein, die bei geringstem Energieverbrauch längstmögliche Lebensdauer gewährleistet.

d) Unterschiedsempfindlichkeit für Licht und Schatten, sowie ihre Bedeutung im Leben der Schweinelaus.

Dem entspricht weiter eine Unterschiedsempfindlichkeit der Schweinelaus für Licht und Schatten. Setzte man Läuse in eine Glasschale, deren Boden mit Fließpapier bedeckt und die zur Hälfte beschattet, zur Hälfte belichtet war, so sammelten sie sich nach einiger Zeit entweder im dunklen Teil der Schale, den sie zufällig fanden, oder sie kamen im hellen Teil der Schale zur Ruhe. Es waren in einem Versuch beispielsweise 50 Läuse wahllos über den gesamten Boden einer Schale in ihrem hellen und dunklen Teil ausgebreitet. Nach 26 Minuten befand sich die weitaus größte Anzahl der Tiere in beweglichem Zustand im Schatten, während ein kleiner Teil im Zustand der Akinese im Lichte sich aufhielt. Beobachtete man weiter die Laufbahn einer einzelnen Laus in einer Hell-Dunkelschale, welche mit einer angewärmten Platte unterhitzt war, so sah man, wie sich die Laus nur im Schatten aufhielt, den sie kaum verließ (Abb. 18). Die Erwärmung des Gefäßes sollte ein Zustandekommen der Akinese im Lichte verhindern. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Licht und Schatten hält die Laus auf ihrem Wirtstier fest, auf dessen Haut schwächere Belichtung als in der Umgebung des Schweines vorhanden ist.

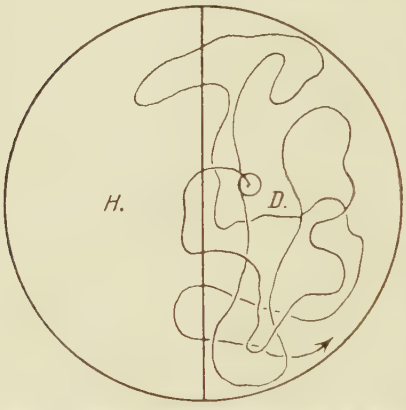


Abb. 18. Laufbahn einer Schweinelaus in einer zur Hälfte belichteten, zur Hälfte beschatteten Schale. *H* = heller Teil der Schale, *D* = beschatteter Teil der Schale. (+) Einsatzstelle der Laus in der Schale.

2. Negativer Phototropismus der Schweinelaus.

Ebenso läßt sich der unter allen Umständen für Schweinelläuse gültige negative Phototropismus erklären. Zur Bestimmung des Verhaltens der Laus zu gerichteten Lichtstrahlen diente ein Kasten, welcher an zwei Seiten mit verschließbaren Klappen versehen war, durch die man einseitig oder zweiseitig Licht einfallen lassen konnte. In Abb. 19 sind die Laufbahnen von vier Läusen gezeichnet, welche zunächst von der einen und dann von der anderen Seite belichtet wurden. Die Pfeile geben die Richtung des wirkenden Lichtes an. Zunächst war das durch Pfeil I bezeichnete Licht, dann das durch Pfeil II bezeichnete Licht für die Laufbahn der Laus bestimmend. Man sieht, wie sie zunächst mit Pfeil I und bei Umstellung der Lichtrichtung mit Pfeil II lief, sich also von der Lichtquelle fortbewegte. Es handelt sich dabei um Beispiele der Laufbahnen

von Versuchsgruppen, die entweder gleich nach der Entnahme vom Schwein, normal oder erregt, sowie nach längerer oder kürzerer Hungerperiode, ebenfalls normal oder erregt zum Versuch verwendet wurden.

Abb. 19. Laufbahnen von 4 Schweineläusen, die im Lichtkasten zunächst von links und dann von rechts vom strahlenden Licht getroffen wurden. Die Pfeile geben die Lichtrichtung an. ⊙ Einsatzstellen, × Punkt der Laufbahn, an dem der Lichtwechsel eintrat. ——— 1 Normallaus sofort nach der Entnahme vom Schwein. — — — 2 erregte Laus sofort nach der Entnahme vom Schwein. — · — · — 3 Laus nach 24 Stunden Hunger, ... 4 Laus nach 48 Stunden Hunger.

Abb. 20. Laufbahn einer Schweinelaus im Lichtkasten bei gleichmäßiger Beleuchtung von zwei Seiten. ⊙ Einsatzstelle der Laus. Die Pfeile geben die Richtung des strahlenden Lichtes an.

Die Erregung wurde durch heftiges Streichen und Kneten oder durch Amputation erzielt. Das Verhalten der Schweineläuse zu gerichteten Lichtstrahlen war im Gegensatz zu dem von Albrecht Hase berichteten Verhalten der Kleiderläuse (65, Abschn. 10) in allen Fällen das gleiche. Abb. 20 zeigt die Laufbahn eines Tieres bei gleichzeitiger Belichtung von zwei Seiten. Die beiden Pfeile geben auch hier die Richtung der Lichtstrahlen an. Der Weg der Laus geht ungefähr auf der Resultierenden der beiden Pfeile hin und her. Das Ergebnis entspricht den vorhergegangenen vollkommen. Der negative Phototropismus mag im Leben der Laus dem Festhalten des Tieres auf dem Schweine dienen. Er ist wie alle Reaktionen auf Lichtreize an die Augen als die Organe des Lichtsinnes gebunden.

IV. Reaktionen der Schweinelaus auf taktile Reize und Vibrationsreize.

Bei dem Verhalten der Schweineläuse zu taktilen Reizen mußte man zwischen Reaktionen auf Erschütterungsreize und Reaktionen auf Berührungsreize unterscheiden, die in Stärke und Art voneinander abwichen.

1. Der Erschütterungssinn der Schweinelaus.

Die Schweinelaus besitzt einen Erschütterungssinn, der ihr die durch Erschütterungsreiz hervorgerufenen Lageverschiebungen ihres Körpers anzeigt. Vielleicht spielen dabei die feinen Härchen eine Rolle, welche sich an den Gelenken ihrer Füße finden; doch habe ich über den Sitz vorhandener Tangorezeptoren keine Versuche angestellt. Eine Reaktion auf Erschütterungsreize ließ sich durch eine Anzahl von Versuchen beweisen. Saßen Läuse in Akinese, so konnte man sie schon durch leichte Erschütterung aus dem Zustande der Ruhe erwecken, und zwar war die Reizperzeption zeitlich nicht bei allen Läusen die gleiche. 10 Läuse ließ ich gleichzeitig auf Fließpapier, das auf dem Laboratoriumstisch ausgebreitet lag, in Akinese verfallen und 10 Minuten ungestört darin verharren, um eine sichere Ruhelage der Tiere zu bekommen. Nun setzte ich in einer Entfernung von 40 cm von den Läusen eine vibrierende Stimmgabel auf und näherte diese Stimmgabel den Tieren so weit, bis alle aus ihrer Ruhe erwacht waren. Drei Tiere erwachten bei einem 30 cm, fünf Tiere bei einem 25 cm und zwei Tiere bei einem 20 cm entfernten Aufsetzen der Stimmgabel. Die Erschütterung der Unterlage rief Beweglichkeit hervor, und zwar reagierten die Läuse gleicher Verfassung ungleich schnell auf sich verstärkenden Vibrationsreiz. Setzte man Läuse, die umherliefen, der Wirkung des Erschütterungsreizes aus, so schienen sie in ungerichteter Bewegung zu laufen und es war nur eine Steigerung ihrer Beweglichkeit festzustellen. Trotzdem konnte man von einem Weglaufen der Läuse von der Erschütterungsquelle reden. Zeichnete man nämlich die Laufbahn der Läuse auf, die durch die Wirkung der Stimmgabel aus ihrer

Ruhe erweckt wurden, so ließ sich stets das gleiche bemerken. Die Tiere liefen nach ihrem Erwachen eine kurze Strecke der Reizquelle zu, schlugen dabei einen Bogen von der Reizquelle weg und kamen nach Erlöschen des Reizes abgewendet von der Reizquelle erneut zur Ruhe (Abb. 21). Führte man auf dem Schweine selbst den prinzipiell gleichen Versuch aus, so ergab sich dasselbe Resultat: „Abwenden von der Reizquelle". Dem entsprach die Laufbahn einer Laus, die auf dem Schwein nach und nach abwechselnd von links und rechts auftretenden Erschütterungsreizen ausgesetzt war. Sie lief in seitlicher Fortbewegung stets von der Reizquelle weg. Der Reiz wurde in diesem Falle nicht durch Vibration einer Stimmgabel, sondern durch Klopfen mit einer Pinzette hervor-

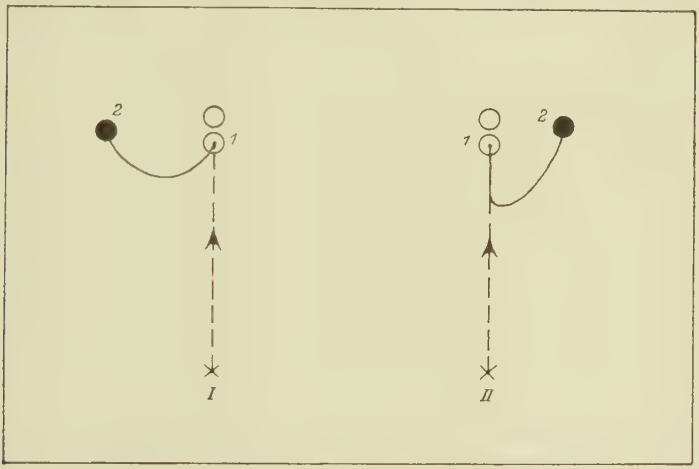


Abb. 21. Beispiele der Laufbahnen von 2 Tieren, die durch die Vibration einer Stimmgabel aus ihrer Ruhe erweckt wurden und nach Erlöschen des Reizes erneut zur Ruhe kamen. × Stimmgabel-Aufsatzstelle, ⊙ erster Ruhepunkt, ● zweiter Ruhepunkt.

gerufen. Klopfte man mit der Hand oder mit irgendeinem anderen Gegenstand heftig in der Nähe einer Laus auf die Haut des Schweines, so rief die starke Erschütterung häufig eine kurze Ruhe der Laus hervor. Sie saß in diesem Falle mit hochgehobenem Abdomen und parallel nebeneinander vorwärts ausgestreckten Fühlern da und ihre Bewegungen setzten oft erst wieder einige Zeit nach Aufhören der Wirkung des Reizes ein, oder die Laus verfiel gar in Akinese. Auf dem Schwein konnte man durch heftige Erschütterung stets eine solche Ruhestellung erreichen, während sie im Laboratoriumsexperiment nicht immer herbeizuführen war; doch konnte sie auch hier auftreten, wenn man die Versuchsbedingungen entsprechend gestaltete, am besten, wenn man die Läuse auf einen Pappkarton setzte und diese leicht vibrierende Unterlage durch zeitweiliges Dauerklopfen erschütterte. Die Läuse besitzen also Erschütterungssinn und laufen von der Erschütterungsquelle weg. Bei heftiger Erschütte-

rung nehmen sie eine Ruhestellung ein. Weglaufen und Ruhestellung sind als Schutz gegen mechanische Einflüsse, wie etwa Abwehrmaßnahmen des Schweines zu deuten.

2. Der Berührungssinn der Schweinelaus.

Während Schweineläuse also sehr ausgeprägten Erschütterungssinn besitzen, so daß schon geringe Erschütterung augenblicklich die Akinese aufhebt, ist ihr Berührungssinn in dieser Hinsicht weniger fein ausgebildet. Es dauert eine längere Zeit, bis eine Laus durch die Berührung mit einer Nadel aus der Akinese erwacht. Man kann dabei selbst Körperteile berühren, denen man eine erhöhte Empfindlichkeit für Berührungsreize zumuten könnte, die Antennen oder die Füße oder die Unterseite des Abdomens. Es dauert in allen Fällen eine meßbare Zeit, bis die Laus aus ihrer Ruhe erwacht und davonkrabbelt. Nach Demoll (18) ist eine feine Empfindlichkeit für Erschütterungsreize bei einer gleichzeitig verhältnismäßig schwachen Empfindlichkeit für Berührungsreize ein öfter vorkommender Fall bei gepanzerten Käferformen. Ähnlich hat auch Albercht Hase bei Kleiderläusen beobachtet, wie sie unter Umständen gegen Berührungen, ja gegen Verletzungen erheblich unempfindlich sind. Er schreibt: „Ich habe gierig saugenden Läusen ein, zwei Füße, ja beide Fühler abgeschnitten, sie sogen weiter. Auch Einschnitte in den Hinterleib störten sie nicht — aber wohlbemerkt, nur während des Saugens" (65, S. 86). Es mag also gewisse Stadien im Leben der Laus geben, in denen starke andere Reize oder die Akinese, eine Art Zustand tierischer Hypnose, die Empfindlichkeit gegen Berührungsreize herabmindern. Andererseits muß doch ein gewisser Berührungssinn vorhanden sein, der die Laus als mobilen Ektoparasiten befähigt, sowohl auf dem Schwein in geschickter Art sich fortzubewegen und geeignete Ruhestellen zu finden, etwa Falten der Haut, wie auch bei Entfernung vom Schwein auf größeren Wanderungen Rauhigkeiten und Unebenheiten der Unterlage gewandt als Halt für ihre Klammerfüße zu benutzen. Es fragt sich freilich, ob hier eine rein mechanisch bedingte Laufbahn auf Grund der verschiedenen Ausbildung des überwanderten Bodens zustande kommt, oder ob die Laus mit ihrem Berührungssinn geeigneten Halt und geeignete Unterlage wählt. Ließ man Läuse in einer durch das Licht gerichteten Bahn laufen, auf der sie nach einiger Zeit auf zwei auseinanderlaufende Streifen glatten und rauhen Papieres trafen, die von der Lichtrichtung etwas nach links und rechts abwichen, so gingen sie in der Mehrzahl der Fälle auf dem rauhen Papier weiter, oder sie stockten beim Überschreiten derselben, oder ließen sich etwas in ihrer Bahn dadurch ablenken. Es machte durchaus nicht den Eindruck, als ob die physikalische Beschaffenheit des rauhen Papieres als solche die Laus in ihrer Bahn abgelenkt oder gehemmt hätte, sondern das Tier schien aus sich heraus

infolge seines Berührungssinnes zu stocken oder auf dem rauhen Papier zu laufen. Verteilte man weiter Läuse wahllos auf dem Boden einer Glasschale, der zum Teil mit Fließpapier, zum Teil mit glattem Papier überklebt war, so kamen sie mit der Zeit auf dem rauhen Fließpapier zur Ruhe und mieden das glatte Papier. Für die Biologie der Laus hat dies insofern Bedeutung, als einmal die Laus sich sehr geschickt auf dem Schweine fortbewegen und als sie weiter bei einer Entfernung vom Schwein alle Rauhigkeiten des jeweiligen Standortes auswerten und bei Wanderungen, welche dem Auffinden eines neuen Wirtstieres dienen, möglichst schnell sich fortbewegen kann. Ihre Laufbahn auf dem Schwein ist meist eine Zickzacklinie zwischen den Borsten der Schweinehaut hindurch und abwechselnd arbeiten die rechten und die linken Klammerfüße stärker. Auf anderen Unterlagen muß die Fortbewegung nicht die gleiche sein, sondern kann auch in gerader Richtung vor sich gehen, je nach der Beschaffenheit des Stoffes, auf dem sich das Tier befindet. Von Albrecht Hase ist ausführlich die Wandergeschwindigkeit der Kleiderläuse auf verschiedenen Unterlagen bestimmt worden (65, S. 38). Ich habe für die Schweinelaus entsprechende Versuche ausgeführt und dabei Filtrierpapier, rauhes Holz und glattes geöltes Holz benutzt. Die Temperatur, welche dabei natürlich die Schnelligkeit der Bewegungen, wie schon früher ausgeführt, stark beeinflußt, war stets gleich und feststehend, nämlich 20° C. In der folgenden Tabelle sind die gefundenen Werte angeführt:

Tabelle 8. Von je 20 Läusen in 1 Minute zurückgelegter Weg auf:

Lfd. Nr.	Fließpapier		Rauhes Holz		Glattes, geöltes Holz	
	Männchen cm	Weibchen cm	Männchen cm	Weibchen cm	Männchen cm	Weibchen cm
1	34	24	16	18	18	22
2	38	39	14	8	22	18
3	48	44	12	6	24	16
4	26	36	13	7	18	14
5	58	26	8	11	16	13
6	44	22	16	14	5	18
7	26	34	6	13	20	19
8	30	36	9	9	18	24
9	43	30	16	16	21	19
10	28	32	13	12	23	20
	Mittelwerte der einzelnen Gruppen:					
	37,5	32,3	12,3	11,4	18,5	18,3

Die Wanderungen fanden stets auf horizontaler Unterlage statt. Die Vorliebe der Laus, an schrägen oder senkrechten Gegenständen emporzuklettern, habe ich im nächsten Kapitel noch besonders zu behandeln.

Das eigenartige Festhalten des Weibchens durch das Männchen beim Kopulationsakt und das Streicheln des weiblichen Kopfes mit den männlichen Antennen legt die Vermutung nahe, daß auch beim Aufsuchen des Geschlechtspartners und während des Kopulationsaktes der Berührungssinn der Schweineläuse beansprucht wird.

V. Negativer Geotropismus der Schweinelaus und seine Bedeutung.

Verschob man bei den Versuchen, welche die Wandergeschwindigkeit der Schweineläuse auf verschiedener Unterlage ermitteln sollten, die Unterlage aus der Horizontalen, so strebten die Tiere sofort in entgegengesetztem Sinne zur Schwerkraft nach oben. Dieses Streben, negativer Geotropismus, zeigte sich bei allen Versuchen, in denen es den Tieren möglich war, an Gegenständen irgendwelcher Art, die ihren Füßen genügend Halt boten, emporzuklettern. Diese Tatsache konnte auf verschiedene Art zu erklären sein. Einmal konnte die Laus einen besonderen Sinn für die Orientierung im Raume besitzen, Organe, die ihr die Lageverschiebungen ihres Körpers im Raume anzeigten und sie zum Streben in einer bestimmten Richtung zwingen, zum anderen konnte ihr Verhalten rein physikalisch durch die Schwere ihres Abdomens bedingt sein. Der Körper der Laus wäre als zweiarmiger Hebel aufzufassen, dessen längerer Hebelarm das Abdomen, der kürzere der Kopf, und dessen Drehpunkt die Ansatzstelle der Füße am Thorax wäre. Die Frage war nicht restlos zu klären, doch sprechen die Ergebnisse einiger Versuche für die letzte Auslegung. Eine Tube war zu einer Hälfte in ihrem Inneren mit Fließpapier beklebt, das den Läusen ein leichtes Festhalten und Emporklettern gestattete; die andere Hälfte der Tube blieb unbeklebt, damit man die eingesetzten Tiere beobachten konnte. Eine eingesetzte Laus krabbelte sofort an der Wand in gerader Richtung nach oben; drehte man die Tube um, so daß sie auf ihren Korkstopfen zu stehen kam, so wendete die Laus unmittelbar nach der Drehung um und lief in entgegengesetzter Richtung, also wiederum nach oben. Sofort nach der Drehung der Tube sah man deutlich, wie das Abdomen infolge seiner Schwere die Laus nach unten zog und das Tier einer Gefahr des Herabfallens aussetzte, welche erst durch die Gegenmaßnahme, eine sofort ausgeführte Laufschleife, behoben wurde. Häufig fielen daher auch Läuse zu Boden. Die Drehung konnte man so oft wie man wollte mit stets gleichem Erfolge ausführen. Die Läuse liefen immer nach oben. Schnitt man ihnen dagegen das Abdomen weg und schaltete damit seine herabziehende Wirkung aus, so blieb auch das stete Laufen nach oben aus. Die Läuse ließen sich nicht mehr in allen Fällen durch eine Drehung der Tube zu dem Laufen einer Schleife nach oben veranlassen. Die gleichen Ergebnisse erzielte man, wenn man an Stelle einer senkrecht gerichteten Tubenwand eine mit Fließpapier beklebte Glasplatte benutzte. Ließ man zunächst die Laus

auf der horizontal liegenden Glasplatte laufen, und hob diese dann auf der einen Seite an, so zeigte der Richtungspfeil der Laufbahn der Laus nach oben, sobald die Platte mit der Ebene einen Winkel bildete, der mehr als 15° ausmachte. Ein Wegschneiden des Abdomens brachte ebenfalls die so gerichtete Bewegung zum Wegfall. Führte man denselben Versuch in der Dunkelkammer derart aus, daß die Laus durch einseitige Bestrahlung in einer Richtung gelenkt wurde und hob nunmehr die dem Lichte zugewendete Seite der Platte an, so ergab eine gegen das Licht gerichtete Wendung die typisch entgegengesetzt der Schwerkraft führende Laufbahn, während die abdomenlose Laus auf der Platte abwärts in der durch das Licht bestimmten Bahn weiterlief. Daraus konnte man schließen, daß die Schwere des Abdomens das Streben der Laus im entgegengesetzten Sinne der Schwerkraft hervorrief. Immerhin war es dennoch möglich, daß durch das Wegschneiden des Abdomens Organe, die der Orientierung im Raume dienen, mit weggeschnitten wurden, oder daß das Abdomen selbst infolge seiner Schwere oder Lage derartige vorhandene Organe beeinflussen konnte. Auf dem Schwein läuft die Laus abwärts ebenfalls meist nicht mit dem Kopf nach unten, sondern in schräger Bahn, in Zickzacklinie derart, daß stets das Abdomen nach unten zu liegen kommt; doch kommt es auch vor, daß das Tier mit dem Kopfe abwärts läuft, wobei die Gefahr des Abfallens durch die Rauhigkeit der Schweinehaut und durch die Schweineborsten verhindert wird.

D. Zusammenfassung.

I. Allgemeines aus der Biologie.

Die Schweinelaus ist die größte unter den Tierläusen. Die Größe beträgt für Männchen 4,1, für Weibchen 5,2 mm. Sie kommt auf allen Schweinerassen vor. Unter den einzelnen Tieren einer Herde trifft sie Auswahl nach individueller Beschaffenheit. Versuche, sie auf anderen Tieren anzusiedeln, mißlingen auf die Dauer. Bei der Kopulation kriecht das Männchen unter das Weibchen. Dauer der Kopulation 10—15 Minuten. Die Eier sind 1,5—1,57 mm lang und 0,5—0,75 mm breit. Sie sehen nach der Ablage weiß aus und werden später gelblich. Sie werden an der Basis der Schweineborste abgestreift und mit einer Kittmasse befestigt. Die Anzahl der von einer Laus abgelegten Nisse schwankt je nach Temperatur und Ernährung von 2—10 täglich. Die Larve ist von farblosem Aussehen. Sie hat einen großen Kopf, und zwischen Tibia und Tarsus fehlen Gelenke. Sie macht im Laufe ihrer Entwicklung drei Häutungen durch. Die Reife ist durch das Erscheinen einer chitinischen Sternalplatte angezeigt, welche am Thorax 3 Tage nach der letzten Häutung auftritt. Der Gesamtentwicklungsgang vom Ei bis zum geschlechtsreifen Tier beträgt 29—33 Tage:

Zeit vom Legen des Eies bis zum Schlüpfen der Larve	13—15 Tage
1. Häutung	5—6 Tage später
2. „	4 „ „
3. „	4—5 „ „
Eintritt der Geschlechtsreife	3 „ „

Die Laus lebt von strömendem Blut, das sie durch einen Stech- und Saugrüssel aufnimmt. Die Blutaufnahme ist nach Zeit und Menge abhängig von der Temperatur. Durch ein von den Speicheldrüsen der Laus ausgeschiedenes Sekret wird Quaddelbildung und Juckreiz hervorgerufen. Gegen mechanische Einflüsse ist die Laus unempfindlich. Die Tragfähigkeit ihres Chitinpanzers ist eine erhebliche. Auch Verletzungen werden gut überstanden. Die eigenartige Bildung der Lausefüße in Form von Klammerfüßen ermöglicht den Parasiten ein zähes Festhalten an den Borsten der Schweinehaut; gegen Nässe, Nahrungsmangel, Kälte und Hitze ist die Laus verhältnismäßig unempfindlich.

II. Spezielle Sinnesphysiologie der Schweinelaus.

1. Der Temperatursinn der Schweinelaus.

a) Abhängigkeit des Stoff- und Kraftwechsels der Schweinelaus von der Temperatur.

Die Schweinelaus ist in ihrem Stoffwechsel abhängig von der Temperatur. Temperaturen von 60 –70° sind das höchste, was sie erträgt. Bei 20° C liegt der Höhepunkt ihrer Lebensdauer ohne Nahrung. Mit Weitersinken der Temperatur sinkt auch ihre Lebensdauer. Den Kältegrad, bei dem sie sofort stirbt, konnte ich nicht feststellen, er muß jedoch bei –20 bis –30° C liegen. Die Weibchen leben bei allen Temperaturen länger als die Männchen. Die Eiablage ist mit durch die Temperatur beeinflußt. Sie ist bei hohen Temperaturen gering, normal bei normaler Lebenstemperatur der Laus und gering bei tiefen Temperaturen. Unter + 10° wird sie völlig eingestellt. Die Neigung der Schweinelaus, Blut zu saugen, ist entsprechend dem Stoffwechsel bei höheren Temperaturen stärker als bei tiefen Temperaturen. Bei Temperaturen unter 35° C tritt stets bei der Laus nach einiger Zeit ein Stadium der Ruhe ein. Bei Temperaturen, die weit unter der normalen Lebenstemperatur der Laus liegen, ist diese Ruhe eine Erstarrung, die durch die Kältewirkung hervorgerufen wird. Bei Temperaturen, welche der auf dem Schweine herrschenden Temperatur genau oder annähernd entsprechen, verfallen die Schweinelläuse in die Akinese, die bei ihnen eine normale Lebenserscheinung ist. Sie tritt bei optimaler Lebenstemperatur am schnellsten ein und verzögert sich bei der Entfernung von der optimalen Temperatur entsprechend. Sie scheint bei geringstem Energieverbrauch längste Lebensdauer zu gewährleisten.

b) Der Temperatursinn der Schweinelaus.

Die Schweinelaus besitzt Temperatursinn, ein feines Unterscheidungsvermögen für Temperaturgrade. Ihre Wahltemperatur liegt bei 28,6° C. In der Wahltemperatur für Männchen und Weibchen besteht kein wesentlicher Unterschied. Organe des Temperatursinnes müssen an allen Körperstellen der Schweinelaus verteilt liegen; doch gibt es Stellen erhöhter Reizperzeption. Bei der Orientierung auf strahlende Wärme sind die Antennen von Bedeutung, während das Abdomen bei direkter Berührung Temperaturreize übermittelt. Die Wahltemperatur von 28,6° C entspricht der durchschnittlichen Oberflächentemperatur der Schweinehaut. Zu der Aufsuchung des Wirtstieres kann der Temperatursinn nur bei geringer Entfernung dienen. Er kann bei der Auffindung günstiger Einstichstellen auf dem Schwein oder bei der Auswahl geeigneter Wirtstiere innerhalb einer Herde eine Rolle spielen. Lichtwirkung verschiebt die Resultate der Temperaturwirkung je nach Lichteinfall etwas in positivem oder negativem Sinne.

2. Der Geruchssinn der Schweinelaus.

Die Läuse besitzen Geruchssinn, der auf allerlei Riechstoffe, besonders auf körpereigene Geruchsstoffe des Schweines reagiert. Die Wirkung der Riechstoffe auf die Laus, welche in ihrem Leben nicht vorkommen, ist oft durch Reaktionen auf andere Reize verdeckt. Sie erstreckt sich nur auf wenige Zentimeter. Die Laus reagiert auf Riechstoffe des Blutes, die sie anziehen. Sie reagiert auf den Hautgeruch des Schweines; doch tritt eine starke Reaktion erst beim Zusammenwirken aller Faktoren ein, die im Leben der Laus als Geruchsquellen maßgebend sind. Die Geruchsanziehung des Schweinekörpers auf die Laus beginnt bei einigen Läusen von 30 cm an, ist bei allen Schweineläusen von 15 cm an gegeben und wird erheblich stark von 5 cm an; doch kommt hier die Wärmewirkung anziehend hinzu. Der Geruchssinn hat vielleicht im Leben der Laus bei der Auswahl des Wirtstieres innerhalb der Herde, weniger bei der Auffindung eines solchen Bedeutung. Organe des Geruchssinnes sind in den Antennen lokalisiert.

3. Der Lichtsinn der Schweinelaus.

Das Verhältnis zwischen Belichtungsintensität und Eintreten der Ruhelage (Akinese) ist konstant. Hohe Belichtung bringt in kurzer Zeit Ruhe, schwache Belichtung in langer Zeit. Licht schafft Ruhe, Dunkelheit Bewegung. Ein Wechsel vom Licht zum Schatten erzeugt dementsprechend stets Bewegung. Ein Wechsel vom Schatten zum Licht führt, wenn bei Schatten Ruhe herrschte, keine Veränderung, wenn bei Schatten Bewegung war, Ruhe herbei. Die Läuse zeigen eine Unterschiedsempfindlichkeit für Licht und Schatten und bevorzugen den Schatten.

Zu strahlendem Lichte verhalten sie sich unter allen Umständen, auch bei Erregung und Amputation, negativ phototaktisch. Organe des Lichtsinnes sind ihre Augen. Im Leben der Laus hält der Lichtsinn den Parasiten auf dem Schweine fest. Bei einer Entfernung vom Wirtstier, also bei einem Übergang von schwächerer zu höherer Belichtung, tritt die Akinese ein, welche der Laus ein Überdauern längerer Hungerzustände bei geringstem Energieverbrauch gestattet. Bei Beschattung durch das Schwein erwacht die Laus sofort aus der Akinese und kann ein neues Wirtstier aufsuchen.

4. Erschütterungs- und Berührungssinn der Schweinelaus.

a) Erschütterungssinn.

Die geringste Erschütterung erzeugt eine erhöhte Beweglichkeit der Laus, erweckt sie aus dem Zustande der Ruhe. Ihre Bewegungen sind von der Reizquelle weg gerichtet. Auf starke Erschütterung reagiert sie durch eine Ruhestellung, in der die Antennen nach vorn gebogen sind und das Abdomen etwas emporgehoben ist. Diese Ruhestellung kann in die typische Stellung der Akinese übergehen. Sowohl das Weglaufen von der Quelle des Erschütterungsreizes wie auch die zuletzt genannte Ruhestellung sind als Schutz gegenüber mechanischen Einflüssen, besonders Abwehrmaßnahmen des Schweines gegen den Parasiten aufzufassen.

b) Berührungssinn.

Gegen direkte Berührung sind Schweinelläuse verhältnismäßig unempfindlich. Berührt man Läuse in Akinese, so dauert es längere Zeit, bis sie erwachen. Ihr Berührungssinn tritt beim Aufsuchen von Hautfalten auf dem Schwein und bei Ausführung von Wanderungen auf dem Schwein und außerhalb des Schweines zur Auswahl von Rauhigkeiten als Halt für die Klammerfüße in die Erscheinung. Die Bewegung der Läuse auf dem Schwein ist eine geschickte kletternde Zickzackbewegung, die sie schnell an alle Orte ihrer Nahrungsaufnahme führt. Die Wandergeschwindigkeit der Läuse ist abhängig von der Temperatur und von der Rauhigkeit der Unterlage. Die Schweinelaus kann als mobiler Ektoparasit bei einem Herabfallen von dem Wirtstier größere Strecken zurücklegen, um wieder ein neues Wirtstier zu finden. Die Geschwindigkeit ihrer Wanderung ist abhängig von der Rauhigkeit der Unterlage.

5. Der negative Geotropismus der Schweineläuse.

Die Schweinelaus hat das Bestreben, stets mit dem Kopfe nach oben und mit dem Abdomen nach unten, also in einer der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung zu klettern. Es scheint, als ob dies Verhalten physikalisch bedingt und auf die Schwere des Abdomens zurückzuführen

sei. Auf dem Schwein geht das Klettern der Laus entsprechend mit bodenzugewandtem Abdomen vor sich. Mit Wegschneiden des Abdomens fällt der negative Geotropismus.

Schriftenverzeichnis.

1. **Baglioni, S.:** Die niederen Sinne. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie **9**. Jena 1913. — 2. Die niederen Sinne. IV. Die chemischen Sinne (Geruchs- und Geschmacksinn). In: Ebenda **4**, 538—554. Jena 1913. — 3. **Beer, M.:** Ein Beitrag zur Läuseplage. Dtsch. mil.ärztl. Z. **44**, 209—216. — 4. **Blaschko, A.:** Zur Bekämpfung der Läuseplage. Dtsch. med. Wschr. **41**, Nr 8, 228 (1915). — 5. Zur Prophylaxe des Flecktyphus. Ebenda Nr 1, 12. — 6. **Brauer, A.:** Über die Unzulänglichkeit der bisherigen Entlausungsverfahren. Ebenda Nr 19, 561. — 7. **Brauer, L.:** Die Erkennung und Verhütung des Flecktyphus und Rückfallfiebers nebst Vorschriften zur Bekämpfung der Läuseplage bei der Truppe von Julius Moldovan. Würzburg 1917. — 8. **Braun, M.:** Die tierischen Parasiten des Menschen, 4. Aufl. Würzburg 1908. — 9. **Brühl:** Zur feineren Anatomie der am Menschen schmarotzenden Läuse. Wien. med. Wschr. **21**, Nr 20/21 (1871). — 10. **v. Buddenbrock, W.:** Grundriß der vergleichenden Physiologie. I. Berlin 1924. — 11. **Burmeister, H.:** Genera Insectorum iconibus illustravit.. Bd. I: Rhynchota. Berlin 1838. — 12. **Busson, Bruno:** zur Frage der Entlausung im Felde. Wien. klin. Wschr. **28**, 674 (1915). — 13. **Chlodowsky:** Zur Morphologie der Pediculiden. Zool. Anz. **27** (1904). — 14. Zur Kenntnis der Mundwerkzeuge und Systematik der Pediculiden. Ebenda **28** (1905). — 15. Noch ein Wort über die Mundteile der Pediculiden. Ebenda **29**, 149. — 16. **Curschmann, F.:** Zur Vertilgung der Läuse im Felde. Dtsch. med. Wschr. **41**, 2, Nr 30, 891 (1915). — 17. **Dalla-Torre, K. W. von:** Anoplura. Brüssel 1908. — 18. **Demoll, R.:** Die Sinnesorgane der Arthropoden. Braunschweig 1917. — 19. **Denny, Henry:** Monographia Anoplurorum Britanniae. London 1842. — 20. **Disselhorst:** Die Herdkrankheiten unserer Haustiere, hervorgerufen durch tierische Parasiten. Berlin: Parey 1921. — 21. **Enderlein, G.:** Läusestudien (I). Über die Morphologie, Klassifikation und systematische Stellung der Anopluren nebst Bemerkungen zur Systematik der Insektenordnungen. Zool. Anz. **28** (1905). — 22. Läusestudien (II). Nachtrag. Ebenda **28** (1905). — 23. Läusestudien (III). Ebenda **28** (1905). — 24. Läusestudien (IV). Ebenda **29** (1905). — 25. Läusestudien (V). Ebenda **29** (1905). — 26. Zur Morphologie des Läusekopfes. Ebenda **28**, 626. — 27. Anoplura, Läuse. In: Bromer, P., Fauna von Deutschland. Ein Bestimmungsbuch unserer heimischen Tierwelt. 19. Ordnung. 371—374. Leipzig 1914. — 28. **Enslin, E.:** Etwas über Läuse. In: Entomol. Jb., **26**, 186—192. — 29. **Fahrenholz, H.:** Neue Läuse. 1. Jber. d. Niedersächs. Zool. Ver. Hannover 1910. — 30. Diagnose neuer Anopluren. Zool. Anz. **35**, 714—715 (1910). — 31. Beiträge zur Kenntnis der Anopluren, 2/4. Jber. d. Niedersächs. Zool. Ver. zu Hannover (Zool. Abt. der Naturhist. Ges. zu Hannover) (1912). — 32. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Anopluren. Arch. Naturgesch. **81** A, H. 11, 1—34. — 33. Über Tierläuse, 60/61. Jber. d. Naturwiss. Ges. zu Hannover. 2/4. Jber. d. Niedersächs. Zool. Ver. p. II. p. XV. (1916). — 34. Anopluren des zoologischen Museums zu Hamburg (Beitrag zur Kenntnis der Anopluren). Mitt. zool. Museums zu Hamburg **34**, 1—22 (1917). — 35. Bibliographie der Läuse (Anopluren). — Literatur nebst Verzeichnis der Läusearten nach den Wohntieren geordnet. Z. angew. Entom. **6**, 106—160 (1919). — 36. Zur Nomenklatur einiger Anopluren. Zool. Anz. **47**, 269. — 37. Diagnosen neuer Anopluren. Ebenda **48**, 87. — 38. **Fasal, H.:** Zur Pediculosisfrage. Wien. klin. Wschr. **28**, Nr 8, 225 (1915). — 39. **Fiebiger, J.:** Die tierischen Parasiten der

Haus- und Nutztiere sowie des Menschen. 2. Aufl. Wien XII. — 40. **Florence, L.:** The hog Louse, *Haematopinus suis* Linne, its Biology. Anatomy and Histology. Cornell Univ. agrikult. Experiment-Stat. Staat Ithaca (1921). — 41. **Forel, A.:** Das Sinnesleben der Insekten. München 1910. — 42. Beitrag zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitt. Münch. Entomol. Ver. (1878). — 43. **Freund, L.:** Die Eier der Läuse. Naturwiss. Wschr. **34**, 668—672 (1919). — 44. Die Eier der Hund- und Pferdelaus. Dtsch. tierarztl. Wschr. **27**, 543—544 (1919). — 45. Die Stigmen und Trachealaterien der Anopluren. Zbl. Bakter. I. 84 (1920). — 46. Zur Literatur über Läuse. Lotos **70**, 243, 247. Prag 1922. — 47. Läusestudien (V). Die Kaudalregion der weiblichen Läuse. Tierarztl. Arch. A, **4**, 39—71. Prag. — 48. Läusestudien (VI). Menschen- und Affenläuse. (Tierärztl. Inst. dtsch. Univ. Prag.) Prag. Tiermed. u. vergl. Path. **6**, H. A. H. 1, 113, 122 (1926). — 49. **Frickhinger, H. B.:** Über das Geruchsvermögen der Kleiderlaus. Med. Klin. **62**, I, Nr 41, 1254. — 50. **Frisch, K. von:** Vergleichende Physiologie des Geruchs- und Geschmacksinnes. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. XI. Rezeptionsorgane. S. 203—239. Berlin. — 51. **Galewsky:** Vorschläge zur Entlausung von Gefangenenlagern. Dtsch. med. Wschr. **41**, 1, Nr 22, 652 (1915). — 52. Zur Behandlung und Prophylaxe der Kleiderlause. Ebenda Nr 10, 285. — 53. **Galli-Valerio, B.:** Erfahrungen über den Schutz gegen den Läusestich. Zbl. Bakter. I Orig. S. 77, 262—264 (1916). — 54. Neue Beiträge zur Biologie und zur Bekämpfung der Läuse. Ebenda **78**, 37—43 (1916). — 55. Neue Beiträge zur Biologie und zur Bekämpfung der Läuse. Ebenda **79**, 33 -35. — 56. Parasitäre Krankheiten zur Kriegszeit. Schweiz. Arch. Tierheilk. **59**, H. 1. 57. **Gaulke:** Über Läuse und Läusesucht (Phthitriasis) in therapeutischer und medizinalpolizeilicher Beziehung. In: Caspars Vjschr. f. gerichtl. u. öffentl. Med. **23**. Berlin 1863. — 58. **Germar, J. F.:** Magazin der Entomologie. Die Familien und Gattungen der Tierinsekten (insecta epizoica) **3**. Halle 1818. - 59. **Gerstfeldt, Gg.:** Läuse. In: Über die Mundteile der saugenden Insekten. Diss. Dorpat. S. 101 bis 115 (1853). — 60. **Giebel, C. G.:** Pediculina. In: Insecta Epizoa. Die auf Säugetieren und Vögeln schmarotzenden Insekten; nach L. Nitzschs Nachlaß. S. 21—47 (1874). — 61. **Groß, Johann:** Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jb., Abt. Anat. **22**, 347—386 (1905). — 62. **Halberkann:** Chemische und physikalische Methoden zur Bekämpfung der Kleiderlause. Beih. z. Arch. Schiffs- u. Tropenkrankh. (1916). — 63. **Harms, B.:** Über *Haematopinus*-Arten von einigen Suiden aus Deutsch-Ostafrika. Zool. Anz. **40**, 290. — 64. **Hartmann, A.:** Die Bekämpfung der Kleiderläuse durch trockene Hitze. Med. Klin. **11**, 1079—1080 (1915). — 65. **Hase, A.:** Beiträge zu einer Biologie der Kleiderlaus. Flugschr. d. dtsch. Ges. f. angew. Entomologie, H. 1 (1915). — 66. Weitere Beobachtungen über die Läuseplage. Zbl. Bakter. I Orig. **77** (1915). — 67. Beobachtungen und Untersuchungen über die Verlausung der Fronttruppen. Militärarztl. Z. (1916). — 68. Über die Entwicklungsstadien der Eier und über die Larven der Kleiderlaus. Naturwiss. Wschr., IV. F., **15**. - 69. Biologie der Kleiderlaus. Naturwiss. **3**, 613—620. 70. **Hase, A.:** Zur Naturgeschichte der Kleiderlaus. Dermat. Wschr. **62**, 257, 73 (1916). — 71. Neue Beobachtungen und Versuche über die Lebensfähigkeit der Kleiderläuse und ihrer Eier. Zbl. Bakter. I, H. 6, 82. 72. Beiträge zur experimentellen Parasitologie. I. Über Verfahren und Untersuchung von Quaddeln und anderen Hauterscheinungen nach Insektenstichen. Z. angew. Entomol. **12**, H. 2, 243, 297. — 73. Experimentelle Untersuchungen zur Frage der Läusebekämpfung. Z. Hyg. **81**, 319—378. — 74. Die Zoologie und ihre Leistungen im Kriege 1914/18. Zugleich ein Beitrag zur Frage der angewandten Zoologie in Deutschland. Naturwiss. **7**, 105—112 (1919). — 75. **Henning, H.:** Physiologie und Psychologie des Geschmackes (Asher und

Spiro). **19**, 1—78 (1921). — 76. Der Geruch, 2. Aufl. Leipzig 1924. — 77. **Herter, K.:** Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Z. Biol., Abt. C, Physiol. **1**, 221—228 (1924). — 78. Thermotaxis und Hydrotaxis bei Tieren. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, XI. Rezeptionsorgane I. Berlin: Julius Springer 1926. — 79. **Herxheimer, K.** und **Nathan, K.:** Zur Prophylaxe und Vertreibung des Ungeziefers im Felde. Ther. Mh. **29** (1915). — 80. Ein weiterer Beitrag zur Bekämpfung des Ungeziefers im Felde. Münch. med. Wschr. **62**, 831 (1915). — 81. **Hesse-Doflein:** Tierbau und Tierleben. Leipzig 1910, 1914. — 82. **Hesse, R.:** Organe des thermischen Sinnes. Handwörterbuch der Naturwiss. **9**. Jena 1913. — 83. **Heß, C.:** Der Lichtsinn. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie **4**. — 84. **Hönck:** Die Bekämpfung der Kleiderläuse. Dtsch. med. Wschr. **41**, Nr 13, 378 (1915). — 85. **Hoffmann, J. A.:** Über Tierläuse und deren Bekämpfung. Ill. landw. Z. **1919**, 144. — 86. **Huber, J. Ch.:** Bibliographie der klinischen Entomologie (Hexapoden, Akarinen). Jena 1899/1900. — 87. **Ihle:** Parasiten der Huisdieren in Nederland. Tijdschr. nederl. Dierkde. Vereen. **62**, 16, 60—69. — 88. **Imes, M.:** Hog Lice and Hog Mange. Methods of Control and Eradication. U. S. Dept. Agricult. Farm. Bull. 1085. — 89. **Jakob:** Kleinere Studien über das Verhalten von *Haematopinus Macrocephalus* und *Haematopinus Piliferus*. Münch. tierärztl. Wschr. **53**. — 90. **Kafka, G.:** Einführung in die Tierpsychologie auf experimenteller und ethnologischer Grundlage **1**. Leipzig 1914. — 91. **Kisskalt, K.:** Die Bekämpfung der Läuseplage. Dtsch. med. Wschr. **41**, Nr 6, 154 (1915). — 92. Die Bekämpfung der Läuseplage. Ebenda Nr 14, 397. — 93. Zur mikroskopischen Anatomie von *Pediculus Vestimentorum*. Zbl. Bakter. I Orig. **77**, 338—339 (1916). — 94. **Koch, M.:** Zur Biologie der Kleiderlaus. Zbl. Path. **27**, Beih., 58—59 (1916). — 95. **Koegel, A.:** Das Ungeziefer. Stuttgart: F. Enke. — 96. **Küchenmeister, F.:** Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vorkommenden Parasiten. Leipzig 1855. — 97. **Landois, L.:** Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. Z. Zool. 1. u. 2. Abh., **14** (1864), 3. u. 4. Abh., **15** (1865). I. Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. II. Historisch-kritische Untersuchungen über die Läusesucht. III. Anatomie des *Pediculus vestimenti* Nitzsch. IV. Zur Anatomie des *Pediculus capitis*. — 98. **Lenz, F.:** Über Naphthalin-Entlausung und ihre Methode. Münchener medizin. Wschr. **1915, II**, — 99. **Lobaczewski, A. R. von:** Zur Frage der Entlausung. Wien. klin. Wschr. **28** 373 (1915). — 100. **Loeb, J.:** Die Tropismen. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie **4**. — 101. **Marschalko, Th. von:** Bekämpfung der Läuseplage im Felde. Dtsch. med. Wschr. **41**, Nr 11, 316 (1915). — 102. **Martini, E.:** Zur Kenntnis des Verhaltens der Läuse gegenüber Wärme. Z. angew. Entomol. **4**, 34—70 (1916). — 103. **Meltzer, O.:** Die Bekämpfung der Läuseplage im Felde. Deutsch. medizinische Wochenschr. **1915, I**. — 104. **Mjöberg, E.:** Studien über Pediculinen und Mallophagen. Zool. Anz. **35**, 287—293. — 105. Studien über Mallophagen und Anopluren. Ark. Zool. (schwed.) **6**. — 106. **Nagel, W.:** Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1832. — 107. **Nocht** und **Halberkann:** Beiträge zur Läusefrage. Med. Klin. **62**, Nr 18, 626. — 108. **Nutall, G. H. F.:** Studies on *Pediculus*. I. The copulatory apparatus and the process of copulation in *Pediculus humanus*. Parisitology **9**, 239—324. — 109. The part played by *Pediculus humanus*. Ebenda **10**, 43—79. — 110. The biology of *Pediculus humanus*. Ebenda **10**, 80—185. — 111. **Osborn, H.:** The hog louse. In: The *Pediculi* and *Mallophaga* affecting man and the lower animals. U. S. Entom. Div. Bull. **7**, 18—21 (1891). — 112. **Pick, Walter:** Über den Geruchssinn der Läuse. Dermat. Wschr. **83**, Nr 28, 1020—1025. — 113. **Pinkus, F.:** Die Läuseplage. Med. Klin. **9**, 239 (1915). — 114. **Plaget, E.:** *Haematopinus*. In: Les Pediculines — Essai Monographique

1880, 633—656. — 115. **Plate, L.:** Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. **2**. Jena 1924. — 116. **Prowazek:** Bemerkungen über die Biologie und Bekämpfung der Kleiderlaus. Med. Klin. **62**, I, 67 (1915). — 117. **Pütter, A.:** Physiologie der Sinnesorgane. Handwörterbuch der Naturwissenschaften **9**. Jena 1913. — 118. **Rabe, F.:** Zur Bekämpfung der Läuseplage. Deutsche medizin. Wschr. **1915 I**, Nr 12, — 119. **Radl, E.:** Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903. — 120. **Rocha-Lima** und **Sikora:** Untersuchungen von Läusen als Infektionsträger. In: Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. XII: Methoden zur Erforschung der Leistungen von einzelligen Lebewesen, H. 4 (1925). — 121. **Schäfer:** Zur Biologie der Kleiderlaus. Münch. med. Wschr. **63**, 1507. — 122. **Schlesinger:** Entlausung durch Heißluft. Ebenda **62**, Nr. 2, 1588 (1915). — 123. **Sikora, H.:** Beiträge zur Biologie von *Pediculus vestimenti*. Zbl. Bakter. I Orig. **76**. — 124. **Simroth, H.:** Abriß der Biologie der Tiere. Bd. I: Sammlung Göschen Nr 131 (1913). — 125. **Stehli, E.:** Die Ungeziefer plage im Felde. Kosmos **1915**, H. 3. — 126. **Stellwaag:** Die Kleiderlaus. Eine Besprechung neuer Veröffentlichungen. Naturwiss. Wschr. **31**, N. F. **15** (1916). — 127. **Swammerdam, J.:** Bibel der Natur. Leipzig 1752. — 128. **Teske, H.:** Die Bekämpfung der Läuseplage. Dtsch. med. Wschr. **41**, Nr 12, 346 (1915). — 129. **Trappe:** Ein sehr altes und einfaches, aber sehr wirksames Verfahren zur Bekämpfung der Läuseplage im Felde. Münchener medizin. Wschr. **1915 II**, Nr 37. — 130. **Verworn, M.:** Allgemeine Physiologie, 7. Aufl. Jena 1922. — 131. **Watts, H. R.:** The hog louse, *Haematopinus suis* Leach. Agricult. Exper. Stat. Univ. Tennessee Bull. **1918**, Nr 120. — 132. **Weidenfeld, S.:** Einige Bemerkungen zur Prophylaxe der Pedikulosis. Wien. klin. Wschr. Nr 6, 153. — 133. **Widmann, E.:** Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Kleiderläuse und deren Bekämpfung. Z. Hyg. **80**. — 134. **Wiener, E.:** Versuche zur Vertilgung von Ungeziefer. Wien. klin. Wschr. **28**, Nr 4, 107 (1915). — 135. Zur Frage der Lebensdauer der Kleiderlaus. Ebenda Nr 50, 1482. — 136. **Wülker, G.:** Zur Frage der Läusebekämpfung. Med. Klin. **62**, 630 (1915). — 137. **Zabel:** Entlausungsversuche und ihre Ergebnisse. Z. Med.beamte **1915**. — 138. **Zucker, A.:** Die Bekämpfung der Kleiderlaus. Zbl. Bakter. I Orig. **76**, H. 4, 301. — 139. **Zupnik, Leo:** Zur Frage der Läusevertilgung. Wien. klin. Wschr. **28**, Nr 14, 371 (1915). — **140**. Über Züchtungsversuche von Läusen aus Nissen. Ebenda Nr 21, 564.

Lebenslauf.

Am 30. Dezember 1902 wurde ich als Sohn des Pfarrers Ludwig Weber in Heringen im Kreise Limburg a. Lahn geboren. Nach dem Umzug meines Vaters nach Sindlingen a. Main besuchte ich das Gymnasium zu Höchst a. M., das ich Ostern 1921 nach dem Abitur verließ. Sommersemester 1921 studierte ich in Frankfurt a. M. Rechtswissenschaft und widmete mich dann dem Studium der Landwirtschaft, das ich im Wintersemester 1921—1922 in Gießen begann. Nach einer zweijährigen praktischen landwirtschaftlichen Tätigkeit in den Jahren 1922 bis 1924 auf dem Hofgute Altenberg, Kreis Wetzlar, der Buderus'schen Gutsverwaltung und nach einem sechssemestrigen Studium in Göttingen, 1924—1927, legte ich die landwirtschaftliche Diplomprüfung ab. In Halle a. Saale habe ich darauf am Institut für Anatomie und Physiologie der Haustiere bei Herrn Professor Dr. Dr. U. Gerhardt die vorliegende Arbeit angefertigt. Am 28. November 1928 bestand ich mein Examen rigorosum vor einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät daselbst.

Halle, Februar 1929.

Heinz Weber.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.